



Естественная история циклического партеногенеза тлей (Homoptera: Aphidinea)

И.А. Гаврилов-Зимин

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mails: coccids@zin.ru, coccids@gmail.com

Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова Российской академии наук, Университетская наб. 5, 199034 Санкт-Петербург, Россия

Представлена 15 июля 2024; после доработки 11 октября 2024; принята 30 октября 2024.

РЕЗЮМЕ

В статье предлагается и аргументируется гипотеза о возникновении циклического партеногенеза у тлей как следствии их исторически исходного обитания в закрытых стробилоподобных галлах на хвойных деревьях. Вскрытие галлов сильно растянуто во времени, что препятствует нормальной панмиксии и создаёт селективное преимущество для партеногенетического размножения. Миграция тлей на вторичные кормовые растения, на которых никогда не образуются закрытых галлов, партеногенетическое размножение на этих растениях и последующее одновременное возвращение «ремигрантов» на основное кормовое растение позволяют синхронизировать развитие обоеполого поколения и добиться массовой панмиксии лишь в конце жизненного цикла, совпадающего с летним окончанием роста побегов или осенним завершением вегетационного периода в целом. В связи с тем, что развитие обоеполого поколения всегда происходит во второй половине года, когда условия для питания тлей на древесных растениях становятся неблагоприятными, то понятным оказываются мелкие размеры половых особей и их сниженная плодовитость (часто всего одно яйцо на самку), в сравнении с партеногенетическими поколениями первой половины года. Эволюционный переход тлей с хвойных на покрытосеменные растения в меловом периоде попутно означал возможность развития в более просторных галлах, вмещающих несколько последовательных партеногенетических поколений, переход к живорождению и телескопической эмбрионизации, существенно ускоряющей смену поколений. Утрату яйцеклада у филлоксер и, гипотетически, произошедших от них афидоидных тлей можно объяснить исходной жизнью в галлах, где откладка яиц не требует специальных приспособлений. Эволюционный переход от яйцекладности партеногенетических поколений к живорождению произошёл, вероятно, у предков современных эриосоматид (Eriosomatidae), о чём свидетельствуют плезиоморфные черты репродуктивной биологии последних.

Ключевые слова: адельгиды, галлы, однополое размножение, пемфигиды, филлоксеры, хермесы, эволюция

Natural history of cyclical parthenogenesis of aphids (Homoptera: Aphidinea)

I.A. Gavrilov-Zimin

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mails: coccids@zin.ru, coccids@gmail.com

S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia

Submitted July 15, 2024; revised October 11, 2024; accepted October 30, 2024.

ABSTRACT

The article puts forward and argues the hypothesis of the emergence of cyclical parthenogenesis in aphids as a consequence of their ancestral habitation in closed strobiloid galls on coniferous trees. The period of gall opening is greatly extended in time, which prevents normal panmixia in the population and creates a selective advantage for parthenogenetic reproduction. Migration of aphids to secondary host plants, on which closed galls never form, parthenogenetic reproduction on these plants, and the subsequent simultaneous return of “remigrants” to the main host plant make it possible to synchronize the development of the bisexual generation and achieve mass panmixia only at the end of the life cycle, which coincides with the end of summer growth shoots or the autumn end of the vegetation period as a whole. Due to the fact that the development of the bisexual generation always necessarily occurs in the second half of the year, when the conditions for aphid feeding on arboreal plants become unfavorable, small size of sexual individuals and their reduced fertility (often only one egg per female), in comparison with parthenogenetic generations of the first half of the year, are understandable. The evolutionary transition of aphids from conifers to angiosperms in the Cretaceous period in parallel meant the possibility of development in more spacious galls accommodating several consecutive parthenogenetic generations, the transition to viviparity and telescopic embryonization, significantly accelerating the change of generations. The loss of ovipositor in Phylloxeridae and in hypothetically descended from them Aphidoidea can be explained by the initial life in galls, where egg laying does not require specialized ovipository organs. The evolutionary transition from oviparity of parthenogenetic generations to viviparity probably occurred in the ancestors of modern Eriosomatidae, as evidenced by the plesiomorphic features of the reproductive biology of the latter.

Key words: Adelgidae, galls, unisexual (virgin) reproduction, Pemphigidae, Phylloxeridae, Eriosomatidae, evolution

ВВЕДЕНИЕ

Насекомые, объединяемые в подотряд Aphidinea (Тли), среди всех живых организмов отличаются одной из наиболее аберрантных репродуктивных стратегий, сочетающей в себе как крайне редкие, так и абсолютно уникальные черты. Этой теме посвящена обширная литература, среди которой, для начала, стоит отметить лишь наиболее общие современные сводки (Blackman 1987; Moran 1992; Hales et al. 1997; Simon et al. 2002; Wilson et al. 2003; Wool 2005; Davis 2012; Gavrilov-Zimin et al. 2015; Yan 2020; Gavrilov-Zimin 2021). В основе сложной системы размножения тлей лежит циклический партеногенез, сочетающий строгое, регулярное чередование одного обоеполого поколения с одним или несколькими партеногенетическими поколениями и регулярную сезонную смену кормовых растений. Такое чередование представляет собой апоморфный признак подотряда Aphidinea, среди 5000 современных видов тлей неизвестно ни одного, который бы не имел партеногенетических поколений. Все виды тлей, известные лишь по партеногенетическим поколениям, считаются вторично и факультативно утратившими обоеполое поколение, обычно в связи с отсутствием основного кормового растения

(Мордвилко [Mordwilko] 1901; Попова [Popova] 1967; Moran 1992 и др.). Циклический партеногенез тлей «технически» обеспечивается уникальным цитогенетическим механизмом, благодаря которому из оплодотворённых яиц появляются исключительно партеногенетические самки, а самцы и «половые» («амфигонные») самки, напротив, возникают только путём партеногенеза (Blackman 1987; Dixon 1987; Hales et al. 1997; Gavrilov-Zimin et al. 2015). В более архаичном надсемействе тлей Phylloxeroidea самки всех поколений всегда откладывают яйца, тогда как в более продвинутом надсемействе Aphidoidea партеногенетические самки демонстрируют плацентарное живорождение. В последнем случае ситуация усложняется педогенезом (партеногенетическое размножение на стадии личинки) и телескопической эмбрионизацией (см. подробнее про эмбрионизацию в специальной статье: Гаврилов-Зимин [Gavrilov-Zimin] 2024), при которой развивающийся в материнском организме зародыш уже содержит в себе эмбрионы следующего поколения. Обоеполое поколение тлей всегда отличается от партеногенетических поколений сниженной плодовитостью (вплоть до единственного яйца, заполняющего всю брюшную полость самки), обычно более мелкими размерами, недоразвитием тех или

иных органов, а во многих случаях ещё и полной афагией. Все эти особенности многократно и подробно обсуждались в афидологической литературе, и к настоящему времени можно считать хорошо обоснованной, в том числе экспериментально, теорию о связи циклических сезонных миграций тлей на разные кормовые растения с различной питательной ценностью этих растений в разные месяцы теплого периода года (Мордвилко [Mordwilko] 1901; Попова [Pопова] 1967; Havill and Footitt 2007 и др.). Эта теория связывает происхождение тлей и возникновение их основного таксономического разнообразия с жизнью на растениях умеренного климата Голарктики и хорошо согласуется с малочисленностью тлей в тропическом поясе, равно как и во всём южном полушарии планеты, а также полным отсутствием в тропическом климате и южном полушарии наиболее архаичных групп – адельгид (Adelgidae) и филлоксер (Phylloxeridae). Здесь уместно привести цитату из Р. Блекмана и В. Истопа (Blackman and Eastop, <https://aphidsonworldsplants.info/Introduction/>): «*Cyclical parthenogenesis is a very successful way of exploiting the short-lived growth flushes of temperate plants, and aphids are thus a very successful group in temperate climates, using seasonal clues to time the alternation of the sexual and parthenogenetic phases of their life cycles. Such life cycles cannot however be readily adapted to tropical conditions. Aphids moving from temperate zones into the tropics simply lose the sexual phase of the life cycle, and in doing so they lose the potential to evolve and diversify that is dependent on the recombination of genes. The tropics may also have acted in this way as a barrier to aphid colonization of southern temperate regions, which also have very small indigenous aphid faunas*». Однако вопрос о происхождении самого циклического партеногенеза тлей и их парадоксальной репродуктивной системы по-прежнему остаётся открытым. Нельзя согласиться и с вышеприведённой цитатой о некой особой «успешности» размножения путём циклического партеногенеза (и партеногенеза вообще) в условиях короткого вегетационного периода умеренного климата, поскольку партеногенез, сам по себе, не ведёт к ускорению индивидуального развития. Такое ускорение в любом климате может достигаться, например, за счёт выпадения отдельных стадий онтогенеза или за счёт телескопической эмбрио-

низации, а таковой у архаичных групп тлей (адельгид и филлоксер) нет; эта особенность является лишь у продвинутого надсемейства Aphidoidea. Среди огромной группы хоботных насекомых (Arthroidignatha = Hemiptera s.s.), объединяющей около 120000 видов, за исключением тлей, неизвестно ни одного примера циклического партеногенеза. Так, среди клопов (45–50 тысяч видов), цикадовых (45–50 тысяч видов) и псиллид (около 3500 видов) случаи обычного телитокического партеногенеза встречаются как редчайшие исключения (Kuznetsova et al. 2021). У алейродид (около 1500 видов) известен арренотокический партеногенез, сочетающийся с обычной регулярной панмиксией. У кокцид (более 8000 видов), сестринской группы по отношению к тлям, партеногенез (по типу телитокии, арренотокии или дейтеротокии), за редкими исключениями, имеет факультативный характер и сочетается с более или менее регулярным половым размножением (Gavrilov-Zimin 2018). Следует при этом отметить, что клопы, цикадовые, псиллиды и кокциды, в отличие от тлей, характеризуются значительным таксономическим разнообразием в разных климатических зонах обоих полушарий планеты, в том числе в умеренном климате Палеарктики, где среди этих групп есть виды как с одним, так и с несколькими поколениями в году. Например, у щитовки *Diaspidiotus perniciosus* (Comstock, 1881) (Homoptera: Diaspididae) в условиях южной Европы бывает до пяти поколений в году при облигатно обоеполом размножении (Данциг [Danzig] 1993: 192). В целом же, для насекомых и других животных постоянное обоеполое размножение представляет собой основной, абсолютно доминирующий способ репродукции, селективное преимущество которого несомненно в связи с усилением гетерозиготности и соответствующим увеличением размаха изменчивости в популяциях. Теоретическая база селективного преимущества обоеполого размножения детально разработана в многочисленных публикациях по популяционной генетике и эволюционной теории (см., например, Felsenstein 1974; Smith 1978; Otto 2009). Более того, именно тли, как таксономическая группа, демонстрируют один из примеров того, что постоянное отклонение от нормального обоеполого размножения препятствует эволюции морфо-анатомического

и экологического разнообразия. Особенно наглядно это проявляется при сравнении тлей с сестринской и сходной по времени возникновения группой – с кокцидами, которые поражают исключительным богатством своих уникальных структурных признаков, репродуктивных стратегий, экологических связей, широтой географического распространения и т.д. (см., например, Gavrilov-Zimin 2018). Объективным критерием при таком сопоставлении могут служить, например, признаки, фигурирующие в определительных ключах по обеим группам. В случае тлей определители оперируют, в основном, мерными количественными признаками даже на уровне триб и семейств (Шапошников [Shaposhnikov] 1964; Noordam 2004; Мамонтова [Mamontova] 2012 и др.), тогда как у кокцид «высшие» таксоны, а в подавляющем большинстве случаев и виды, идентифицируются по качественным признакам с чётким таксономическим хиатусом (Danzig and Gavrilov-Zimin 2014, 2015; Gavrilov-Zimin 2018). Значительное число номинальных видов тлей, на мой взгляд, представляют собой просто вариации ранее описанных видов поскольку их мерные «диагностические» признаки перекрываются. Это, довольно очевидное соображение, было понятно и самим афидологам ещё на заре современного изучения тлей (см., например, Мордвилко [Mordwilko] 1901) и многократно дискутировалось в дальнейшем (см., например, Navill et al. 2020), но, к сожалению, практика описания «новых» таксонов в той или иной группе организмов зачастую зависит от сложившейся традиции (дробительской vs. объединительской) нежели от объективных критериев биологической концепции вида. Однако в настоящей статье нет возможности и необходимости углубляться в таксономические дискуссии, поскольку цель её состоит в другом. Ниже я попытаюсь предложить оригинальное аргументированное объяснение того, когда и по какой причине в ходе эволюции тлей появился циклический партеногенез, а также почему он остаётся определяющим фактором их репродуктивной биологии по настоящее время.

Названия высших таксонов тлей и прочих хоботных насекомых даны согласно номенклатурно-таксономической системе, приведённой в статьях Gavrilov-Zimin et al. 2015, 2021.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЦИКЛИЧЕСКОГО ПАРТЕНОГЕНЕЗА У АДЕЛЬГИД (ADELGIDAE)

Поскольку все современные виды тлей облигатно имеют партеногенетические поколения в своём жизненном цикле, а достоверно судить о характере размножения вымерших видов не представляется возможным, то установить время перехода от облигатной обоеполости к гетерогонии можно лишь очень приблизительно. О.Е. Хайе (Heie 1987: 384–385) выдвинул предположение, что такой переход мог произойти в начале мелового периода. Эта гипотеза основывалась исключительно на том, что среди останков вымершего мелового надсемейства Canadaphidoidea (сестринского по отношению к современным надсемействам тлей) известны отдельные части тела одного самца, у которого предположительно имелся копулятивный орган: «*One among five known specimens carries a ventral process which hardly can be anything else than a male's copulatory organ. Males are rare today, and no other male has ever been found among fossils. This may mean that parthenogenetic reproduction did not occur in Canadaphidoidea, but arose in its sister group after the separation had taken place*». Поскольку копулятивные органы имеются и у самцов всех современных семейств тлей, то понять логику О.Е. Хайе довольно затруднительно. Другие авторы (например, Moran 1992) ограничиваются более туманными заявлениями о том, что партеногенез возник очень рано в эволюции тлей.

Первые останки тлей известны из триасового периода (Heie 1987) или даже из пермского периода (Shcherbakov 2007). В то время покрытосеменных растений ещё не существовало. Они стали заметным компонентом экосистем лишь в меловом периоде, хотя первые их представители могли возникнуть и несколько ранее (Nap et al. 2023). Следовательно, на начальном этапе своей эволюции тли были связаны с голосеменными растениями и, возможно, с какими-нибудь высшими споровыми растениями. Это прекрасно согласуется с тем, что среди ныне живущих тлей наиболее архаичными по репродуктивной биологии, выглядят представители семейства Adelgidae (хермесы), облигатно связанные с голосеменными. Из всех тлей, именно адельгиды сохраняют нормально развитый яйцеклад и ха-

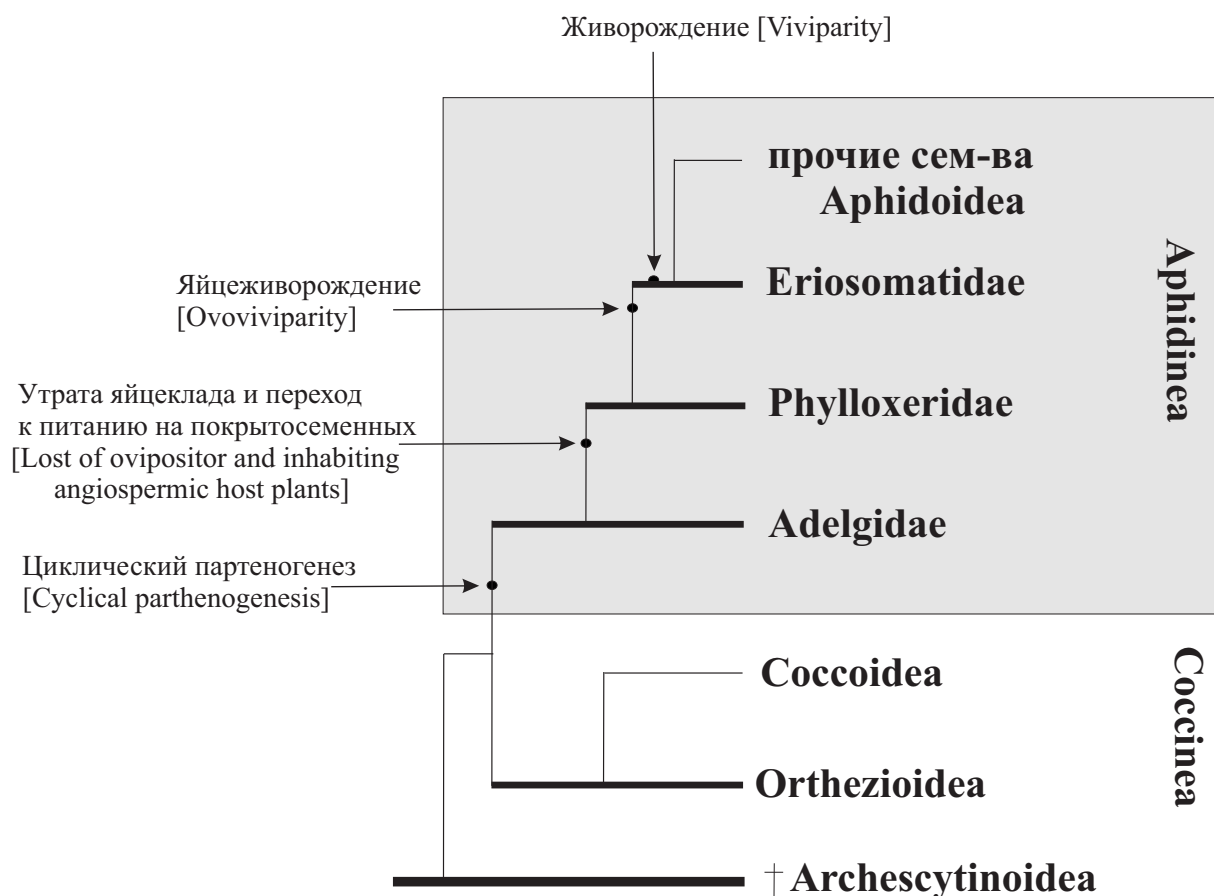


Рис. 1. Гипотетическая схема эволюции репродуктивных особенностей тлей. Жирными линиями изображены предполагаемые парафилетические таксоны.

Fig. 1. Hypothetical scheme of the evolution of reproductive peculiarities in aphids. The bold lines designate presumable paraphyletic taxa.

рактируются облигатной откладкой яиц во всех поколениях. К яйцекладущим тлям относятся также и сестринское семейство филлоксер (*Phylloxeridae*), но у них яйцеклад утрачен (либо представлен вестигием), и нет ни одного примера кормовых связей с голосеменными. Все остальные тли (надсемейство *Aphidoidea*) демонстрируют живорождение в партеногенетических поколениях, полную утрату яйцеклада и питание преимущественно на цветковых растениях (Рис. 1); немногочисленные связи с голосеменными носят у них явно вторичный характер (см. ниже). Таким образом, логично именно аделгид считать группой, сохранившей исходные для всех тлей образ жизни и характер репродукции, что, собственно, никем из афидологов напрямую не оспаривается. Раз-

личные морфологические апоморфные признаки современных аделгид, разумеется, никак не противоречат сохранению ими архаичной системы размножения, поскольку эволюция любого таксона мозаична.

Жизнь тлей на коре или хвое ничем принципиально не отличается от жизни остальных хоботных насекомых, обитающих на голосеменных растениях и не имеющих циклического партеногенеза (например, кокцид, клопов, цикадовых). Уникальной чертой, отличающей аделгид от всех этих насекомых, является способность провоцировать формирование закрытых галлов, очень похожих и, вероятно, гомологичных стробилам (Рис. 2). Такие галлы образуются исключительно на елях (*Picea* spp.), несмотря на регулярную сезонную миграцию



Рис. 2. Зрелый галл *Adelges* sp., Польша. Фото и копирайты: https://www.flickr.com/photos/hedera_baltica/52949379151/

Fig. 2. Mature gall of *Adelges* sp., Poland. Photo & copyrights: https://www.flickr.com/photos/hedera_baltica/52949379151/

многих видов адельгид на другие рода голосеменных. Это означает, что образование галла обусловлено не столько особым химическим составом слюны адельгид, сколько спецификой ответа растущего побега ели на проникновение этой слюны и высасывание флоэмного сока. Примечательно, что живущие на тех же самых растениях и даже на тех же самых ветвях елей ложнощитовки-монофаги *Physokermes* spp. (сем. Coccidae) не вызывают образования галлов, что мне известно, в том числе и по многолетним собственным наблюдениям за этими кокцидами, обитающими на *Picea abies* (Linnaeus, 1753) возле моего дома в Ленинградской области. Разница в кормовом поведении между упомянутыми ложнощитовками и адельгидами заключается в том, что первые никогда не живут на однолетних растущих побегах, а вторые, наоборот, поселяются на почках и провоцируют полную или частичную трансформацию растущего побега в открытый, а затем в закрытый галл. Галл при этом получается не произвольной формы, а всегда напоминает спорозонный побег (стробил), т.е. трансформация идёт в «привычных» для растения морфологических рамках изменчивости. В этой связи галлы адельгид, в отличие от галлов других тлей (и большинства прочих животных-галлообразователей), неправильно

было бы считать неким новообразованием, растительной «опухолью». Как стробил, так и галл адельгид представляет собой укороченный побег с утолщёнными иглами, трансформировавшимися в кроющие чешуи.

Логично предположить, что в триасовом или юрском периодах, когда первые адельгиды или их предки впервые стали жить на предках современных елей, образование галлов происходило тем же способом, что и в настоящее время. Достоверные палеонтологические находки, относимые к современному роду *Picea* Dietrich, 1824, известны с самого начала мелового периода, 136 миллионов лет назад (Klymiuk and Stockeу 2012). Понятно, что появлению современных таксонов елей предшествовала длительная эволюция их предковых форм. Вероятно, уже тогда весеннее поколение тлей оказывалось заперто в закрытых полостях галлов (Рис. 3) на срок, который не был и не мог быть строго фиксированным. Еловые галлы раскрываются (вследствие усыхания своих «створок») не тогда, когда это нужно сидящим внутри тлям, а сообразно с физиологическими особенностями конкретного растения и конкретной ветки дерева. Понятно, что даже растущие в одной местности деревья ели одного и того же вида по-разному освещены и затенены, в разной степени способны достать влагу и питательные вещества из почвы, имеют разный возраст, высоту, размах кроны и т.д. В разной степени освещены и снабжены влагой также и разные участки кроны одного и того же дерева. В результате, вскрытие галлов адельгид, даже в одной местности, растягивается на месяцы. Например, в окрестностях Санкт-Петербурга (Россия) это продолжается с середины июня по 20-е числа августа (Холодковский [Cholodkowski] 1915; Попова [Pороva] 1967), а в Японии (Хоккайдо) – с середины июня по начало сентября (Tabuchi et al. 2009). Общеизвестным обстоятельством является также и то, что галлы адельгид «созревают в кроне деревьев (елей) не одновременно, а по мере созревания сначала нижних, а затем верхних ветвей» (Попова [Pороva] 1967: 184). В некоторых случаях, по моим наблюдениям, даже вскрытие разных ячеек одного и того же адельгидного галла происходит не одновременно, а отдельные ячейки засохших галлов так и остаются закрытыми или же образующееся отверстие оказывается недостаточно



Рис. 3. Поперечный срез через галл *Adelges cooleyi* (Gillette, 1907), США. Фото и копирайты: Whitney Cranshaw, <https://www.insectimages.org/browse/detail.cfm?imgnum=5422255>

Fig. 3. Transverse section of gall of *Adelges cooleyi* (Gillette, 1907) with nymphs inside, USA. Photo & copyrights: Whitney Cranshaw, <https://www.insectimages.org/browse/detail.cfm?imgnum=5422255>

широким, и тогда находящиеся внутри нимфы погибают. Хорошо известны примеры растянутого во времени вскрытия галлов и у других групп тлей. Так, у *Phylloxera devastatrix* Pergande, 1904 галлы на побегах и черешках листьев гикори (*Carya* spp.) вскрываются с первой половины мая до середины июня (Baker 1935), у *Colopha compressa* (Koch, 1856) (Eriosomatidae) вылет тлей из галлов, расположенных даже на одних и тех же ветках вяза продолжается весь июль (Гаврилов-Зимин, собственные наблюдения в Ленинградской области России), а у *Pemphigus spirothecae* Passerini, 1860 (Eriosomatidae) галлы вскрываются с конца августа по начало ноября и в ряде случаев вовсе остаются закрытыми, обрекая на гибель всё их население (Попова [Popova] 1967: 108; Гаврилов-Зимин [Gavrilov-Zimin], собственные наблюдения). Все эти

примеры, как и многие другие, обсуждающиеся ниже, демонстрируют несостоятельность гипотезы о том, что тли, якобы, выделяют некие химические вещества, стимулирующие открытие галла в нужное тлям время (Tabuchi et al. 2009: 459): «...opening of adelgid galls is induced by stimuli of larvae in the galls (Rohfritsch, 1992), suggesting that the longer larval period is not because the larvae are waiting for the galls to open». Кроме того, размер и скорость созревания аделгидного галла зависит ещё и о того, сколько самок-основательниц участвовало в его образовании и как много личинок дочернего поколения в нём оказалось (Ozaki 2000). Так, в цитируемой выше статье Tabuchi et al. 2009 имеется замечательная фотография, на которой видны два галла, расположенные рядом на одной и той же ветке ели и находящиеся на разных стадиях «созревания».

Авторы статьи интерпретируют это, как галлы самого «раннего» и самого «позднего» из японских видов хермесов. Но, возможно, увиденное объясняется также и тем, что в одном из галлов личинок оказалось больше и деформация елового побега шла быстрее, а в другом личинок меньше и развитие галла происходило медленнее.

При дробительском подходе к систематике аделъгид, часто считают, что галлы, образующиеся в разных участках кроны и вскрывающиеся в разное время, вызываются разными «криптическими» видами из 7 разных родов аделъгид (Холодковский [Cholodkowski] 1915; Шапошников [Shaposhnikov] 1964 и др.). К счастью, в последнем таксономическом каталоге аделъгид (Favret et al. 2015) число их родов сокращено до двух – *Adelges* Vallot, 1836 и *Pineus* Shimer, 1869, но число номинальных видов по-прежнему остаётся достаточно большим (около семидесяти). Понять, чем отличаются друг от друга большинство этих «видов» крайне затруднительно, поскольку имеющиеся определительные таблицы (например, Холодковский [Cholodkowski] 1915; Шапошников [Shaposhnikov] 1964; Мамонтова [Mamontova] 1991 и др.) построены не на чётких морфологических признаках, а на расплывчатых, перекрывающихся описаниях образа жизни и приуроченности к определённой части кормового растения. То есть, при таком подходе, считается, что галлы, расположенные на разных ветвях одного и того же дерева, раскрываются в разное время потому, что их образуют тли разных «криптических видов», а эти «виды» являются разными потому, что их галлы вскрываются в разное время... Скрещиваний для объективного подтверждения самостоятельности этих «видов» никем не проводилось, хотя недавно (Navill et al. 2020) была предпринята попытка реконструировать картину гибридизации между несколькими номинальными видами аделъгид косвенными методами молекулярной генетики. Большинство же «видов» аделъгид и вовсе были описаны как совокупности отдельных партеногенетических линий, которые, по мнению авторов этих видов, не вступают в половой процесс (см. подробнее ниже). Однако, как бы ни относиться к вопросу о самостоятельности номинальных видов из родов *Adelges* и *Pineus* не вызывает сомнений, что

исходно они представляли собой некий единый предковый вид, ибо монофилия аделъгид никем не отрицается. Не вызывает также сомнений, что этот предковый вид исходно размножался нормальным регулярным обоеполым путём, как и большинство других насекомых. Самки-основательницы начинали питание и откладку яиц на растущих побегах. Побег разрастался, постепенно изолируя выходящих из яиц личинок от внешней среды внутри галлов. Личинки линяли несколько раз, росли, заполняя своими телами всё тесное пространство галловых ячеек (Рис. 3). Последующее крайне несинхронное вскрытие галлов на разных ветвях и разных растениях неизбежно приводило к тому, что одновременный массовый выход нимф самцов и самок из разных галлов оказывался невозможным. Значительная или даже основная часть нимф самок и самцов в популяции всегда оказывалась запертой в ячейках «недозревших» галлов, тогда как меньшая часть выходила наружу из галлов, которые уже вскрылись в конкретные день или несколько дней. Эти обстоятельства вели, как минимум, к следующим последствиям. 1) Небольшое количество самцов и самок, появившихся из галлов в конкретные день или несколько дней, не могло обеспечить эффективного массового скрещивания, учитывая мелкие размеры тлей и их относительно слабые способности к самостоятельному целенаправленному полёту. 2) Половозрелые нимфы самок, находящиеся в ещё не раскрывшихся галлах, оказывались физически изолированы от самцов, уже вышедших из других галлов. 3) По мере растянутого во времени появления взрослых крылатых самок, последние разлетались на разные подходящие кормовые растения (ели, лиственницы, пихты, сосны и др.), при этом большинство самок оставалось неоплодотворёнными.

В такой ситуации, регулярно повторявшейся каждый тёплый сезон на протяжении миллионов лет, селективное преимущество получали самки, способные к партеногенетическому размножению. Партеногенез позволял каждой самке не синхронизировать развитие своей половой системы и последующее размножение с другими особями популяции. После раннего или позднего выхода из галла [или даже прямо внутри галла, как у современного вида *Pineus similis* (Gillett, 1907)] аделъгиды откладывали

партеногенетические яйца. Из этих яиц выходили личинки, которые либо успевали осуществить самостоятельное питание и пройти одну-две линьки до конца тёплого времени года, либо без питания заползали в трещины коры и там пережидали холодный сезон. С наступлением следующего тёплого периода года личинки разных стадий начинали питание, линяли и несинхронно превращались во взрослых самок и самцов. Эффективного массового скрещивания при этом опять не происходило и селективное преимущество во втором поколении вновь получали партеногенетические самки, откладывавшие яйца без оплодотворения.

Судьба третьего поколения аделгид, осевших на основном кормовом растении и на вторичных кормовых растениях, оказывалась различной. На елях, самки третьего поколения начинали питание на растущих побегах (как месте, наиболее благоприятном для питания) и их потомство снова оказывалось заперто внутри галлов. Смена поколений на елях, таким образом, оказывалось замкнутой и исключавшей обоеполое размножение.

На вторичных кормовых растениях высасывание сока не приводило к образованию каких-либо галлов и, соответственно, физических препятствий к свободному спариванию самцов и самок не возникало. Однако из-за несинхронности развития двух предыдущих поколений оставалась проблема повторной синхронизации появления самцов и самок в массовом количестве и их встречи в одном и том же месте пространства, что необходимо для эффективного перекрёстного оплодотворения. Единственной возможностью для такой вторичной синхронизации оказывался период примерно одновременного окончания роста побегов хвойных деревьев к середине тёплого сезона. В современных условиях, в зависимости от конкретного региона и условий конкретного года, рост побегов заканчивается к концу июня-началу июля (Попова [Ророва] 1967). К этому времени на вторичных кормовых растениях уже развивается множество рассинхронизованных партеногенетических линий аделгид. Одновременное резкое ухудшение питания приводит к тому, что в этих линиях начинают массово появляться крылатые «полоноски» («sexuparae»). Именно это, четвёртое или пятое поколение переходит

от телитокки к дейтеротокки, когда у самок образуются яйца как женского, так и мужского пола. Полоноски перелетают на основное кормовое растение (ель), где откладывают яйца на нижней стороне хвои. Из этих яиц относительно синхронно развивается обоеполое поколение и, наконец, достигается возможность массового перекрёстного оплодотворения со всеми его генетическими преимуществами. Важным в этих условиях оказывается возвращение полоносок с различных вторичных кормовых растений на ель, поскольку таким способом достигается высокая концентрация самцов и самок в одном и том же месте. В связи с тем, что развитие обоеполого поколения вынужденно всегда происходит во второй половине года, когда условия для питания тлей на древесных растениях становятся неблагоприятными, то понятным оказываются мелкие размеры половых особей и их сниженная плодовитость (часто всего одно яйцо на самку), в сравнении с партеногенетическими поколениями первой половины года. Понятной становится также утрата крыльев у полового поколения, равно как и у партеногенетических поколений, развивающихся в первой половине года на вторичных растениях. Для достижения синхронности и массовости перекрёстного оплодотворения важно, чтобы и те, и другие поколения оставались на своих местах – первые до самого процесса оплодотворения, а вторые – до момента синхронного окончания роста побегов.

Таким образом, возникновение сложной смены партеногенетических и обоеполого поколений тлей, можно объяснить теми же самыми базовыми биологическими причинами, которые появились ещё на заре эволюции оогамных многоклеточных организмов и продолжают действовать по сей день, а именно проблемами массового синхронного производства половых продуктов и их концентрации в одном и том же месте пространства (Gavrilov-Zimin 2023). У всех высших растений и у ряда групп животных, в частности у тлей, эти проблемы оказались труднопреодолимыми, в силу специфики их строения и/или образа жизни. Размножение всех высших растений, как хорошо известно, происходит преимущественно не оплодотворёнными гаметами, а спорами, при этом из каждой мегаспоры вырастает лишь один женский гаметофит, из которого обычно вырастет

один (реже несколько) спорофитов. То есть, собственно размножение (увеличение количества особей) у растений достигается бесполом путём. У ряда групп первичноводных и некоторых наземных беспозвоночных животных по этим же самым причинам доминирует бесполое или телитокическое размножение (см. обзор Ивановой-Казас [Ivanova-Kazas] 1977).

Аналогично высшим растениям, у рассматриваемых в настоящей статье тлей, размножение полового поколения либо вовсе отсутствует (вместо двух половых особей, самца и самки, образуется одна самка следующего поколения), либо минимально (в случае откладки половой самкой нескольких яиц), а собственно размножение происходит путём партеногенеза. Однако

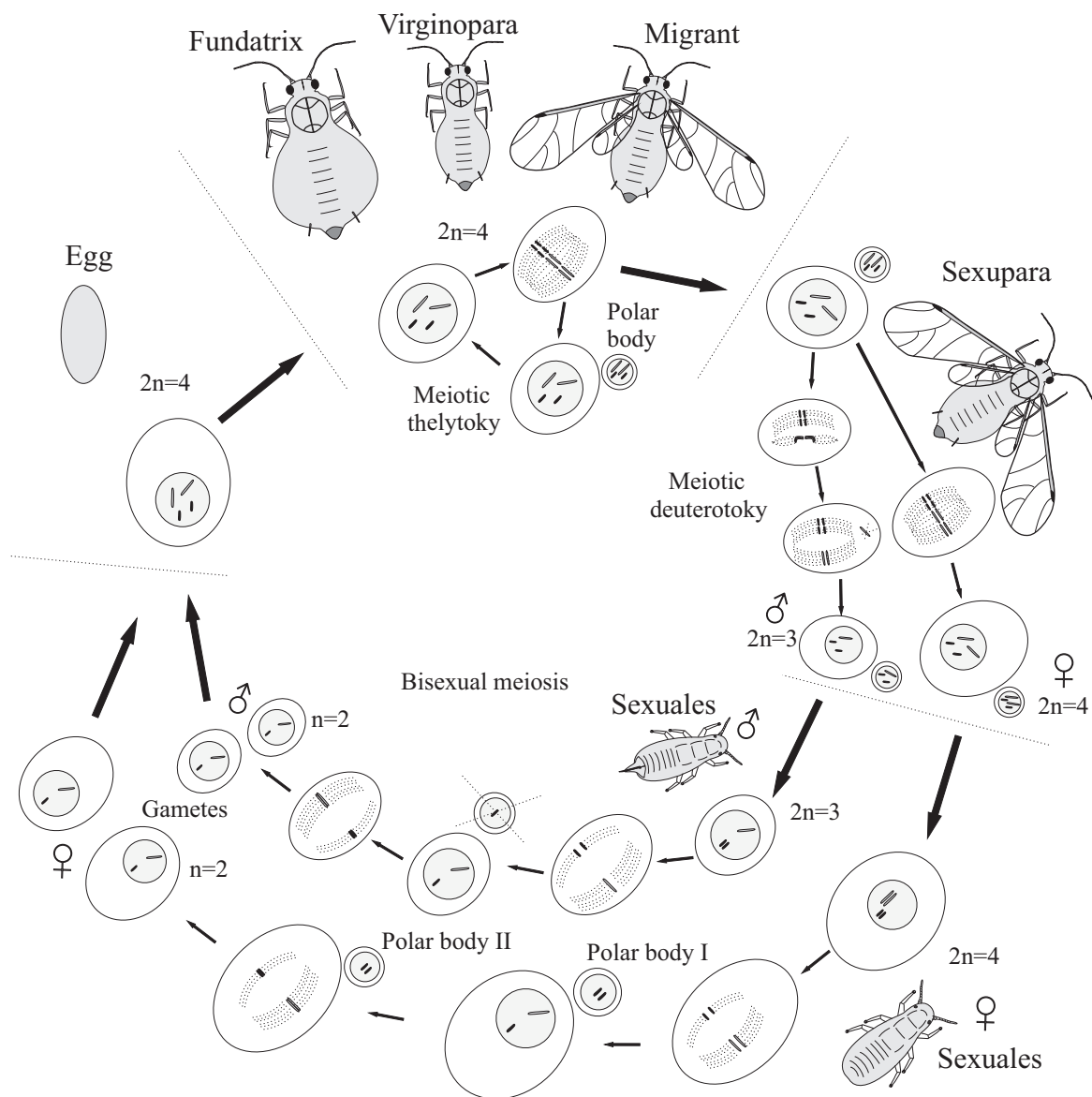


Рис. 4. Обобщённая схема циклического партеногенеза у полноциклических тлей с условным диплоидным числом хромосом 4 (по: Гаврилов-Зимин [Gavrilov-Zimin] 2021).

Fig. 4. Generalized scheme of cyclical parthenogenesis in holocyclic aphids with diploid chromosome number 4 (after Gavrilov-Zimin 2021).

прогрессивная эволюция высших растений идёт по пути неуклонной редукции поколения, образованного бесполом путём (гаметофитов). У тлей же, наоборот, партеногенетические поколения абсолютно доминируют в жизненном цикле, при этом ооциты партеногенетической самки осуществляют лишь одно деление мейоза, с образованием единственного полярного тельца (Рис. 4); предполагается, что при этом происходит рекомбинация гомологичных хромосом, хотя эти процессы изучены лишь у единичных видов и остаётся много неясных моментов (Blackman 1987). Партеногенетические самки-полоноски, имеющие две X-хромосомы (XX) или несколько X-хромосом (X_nX_n у видов с множественными половыми хромосомами), способны производить как женские эмбрионы с тем же числом X-хромосом, так и мужские эмбрионы, у которых число X-хромосом вдвое меньше. Этот происходит в результате особого модифицированного мейоза («мини-мейоз»), приводящего к элиминации одной (в случае XX) или половины (в случае X_nX_n) X-хромосом в ооцитах, развивающихся в мужские эмбрионы (Orlando 1974; Blackman and Hales 1986). Уникальным способом протекает также сперматогенез у тлей. Вместо классического мейоза, приводящего к образованию четырёх гамет, из которых две имеют X-хромосому (или X-хромосомы), а две другие не имеют X-хромосомы (или X-хромосом), у тлей образуются только два функциональных сперматозоида, каждый с X-хромосомой (X-хромосомами) (Blackman 1987). Таким образом, в результате последующего оплодотворения всё потомство оказывается гомогаметным в отношении половых хромосом и представлено исключительно самками. По этой причине обоеполое поколение обязательно сменяется партеногенетическим (гетерогония). Такая система сформировалась, вероятно, за сотни миллионов лет вынужденного (по указанным выше причинам) чередования поколений и столь прочно закрепилась в геноме тлей, что отказ от неё стал невозможен даже после того, как более продвинутые группы тлей перешли к питанию на покрытосеменных растениях, в том числе тех, на которых не образуется закрытых галлов (см. ниже).

Рассмотрим теперь подробнее конкретные жизненные циклы современных видов адельгид.

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ И ОНТОГЕНЕЗЫ СОВРЕМЕННЫХ ВИДОВ АДЕЛЬГИД (ADELGIDAE)

Среди около 70 современных видов адельгид, объединяемых в рода *Adelges* и *Pineus*, лишь около 24 видов считаются полноцикловыми (в том числе предположительно): *Adelges cooleyi* (Gillette, 1907), *A. glandulae* (Zhang, 1980), *A. isedakii* Eichhorn, 1978, *A. karafutonis* Kono et Inouye, 1938, *A. kitamiensis* (Inouye, 1963), *A. knucheli* (Schneider-Orelli et Schneider, 1954), *A. lariciatus* (Patch, 1909), *A. laricis* Vallot, 1836, *A. merkeri* (Eichhorn, 1957), *A. nordmannianae* (Eckstein, 1890), *A. pectinatae* (Cholodkovsky, 1888), *A. prelli* (Grossmann, 1935), *A. roseigallis* (Li et Tsai, 1973), *A. tardoides* (Cholodkovsky, 1911), *A. torii* (Eichhorn, 1978), *A. tsugae* Annand, 1924, *A. viridis* (Ratzeburg, 1843), *Pineus armandicola* Zhang et al., 1992, *P. cembrae* (Cholodkovsky, 1888), *P. floccus* (Patch, 1909), *P. orientalis* (Dreyfus, 1888), *P. pinifoliae* (Fitch, 1858), *P. sichuananus* Zhang, 1980, *P. strobili* (Hartig, 1839).

Подробную информацию по всем перечисленным видам можно найти на сайте Р. Блекмана и В. Истопа (Blackman and Eastop): <https://aphidsonworldsplants.info/>, а также в основных монографических сводках по неарктическим и палеарктическим видам: Marchal 1913; Холодковский [Cholodkowski] 1915; Annand 1928; Попова [Popova] 1967, Steffan 1968 и др.

Личинки этих полноцикловых видов образуют закрытые галлы на весенних побегах разных видов ели (*Picea* spp.), а в течение лета личинки выходят из вскрывшихся галлов, линяют последний раз и становятся крылатыми мигрантами (Рис. 5). Считается, что среди видов рода *Adelges* миграция происходит, в основном, на различные виды лиственниц (*Larix* spp.), реже на разные виды пихт (*Abies* spp.) и совсем редко (у *A. cooleyi* и *A. tsugae*) – на псевдотсуги (*Pseudotsuga* spp.) и тсуги (*Tsuga* spp.). У полноцикловых видов рода *Pineus* миграция всегда происходит на различные виды сосен (*Pinus* spp.).

Жизненные циклы большинства этих видов полностью соответствуют описанному выше предполагаемому циклу исходного, предкового для адельгид и тлей в целом, вида. Однако у нескольких номинальных видов рода *Pineus* (менее архаичного в сравнении с *Adelges*) наблюдаются

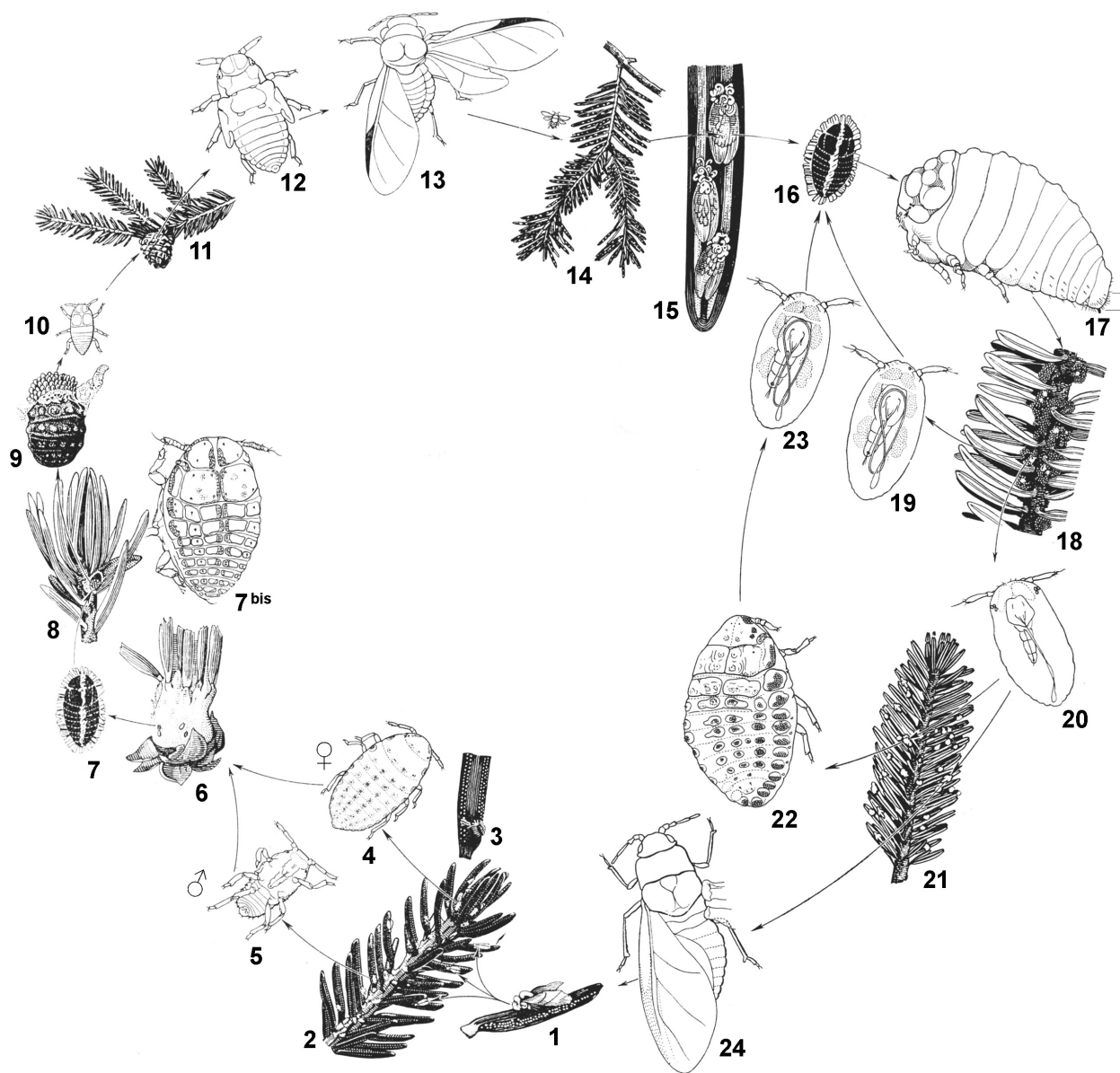


Рис. 5. Двулетний жизненный цикл *Adelges nordmannianae* (Eckstein, 1890) (по: Pesson 1951; Гаврилов-Зимин [Gavrilov-Zimin] 2021). Стадии 1–13 проходят на *Picea orientalis* (Linnaeus, 1763): 1 – самка-полоноска мигрирует с пихты (июнь); 2–3 – личинки обоеполого поколения развиваются на хвое ели (июль); 4–5 – половозрелые самцы и самки (июль); 6 – яйцекладка (июль); 7 – зимующая личинка (август–март); 7^{bis}–8 – самка-основательница (апрель); 9 – яйцекладка (апрель); 10–11 – личинки, образующие галлы на побегах ели (май); 12 – нимфы, выходящие из галла (июнь–июль); 13 – крылатые мигранты (июль). Стадии 14–24 проходят на пихте, *Abies nordmanniana* (Steven, 1838): 14–15 – крылатые мигранты откладывают яйца (июль); 16 – зимующая личинка (август–апрель); 17–18 – партеногенетические самки откладывают яйца (май); 19–23 – следующие партеногенетические поколения на пихте (май–июнь); 24 – крылатые самки, возвращающиеся на ель (июнь).

Fig. 5. Biennial life cycle of *Adelges nordmannianae* (Eckstein, 1890) (Aphidinea) (after Pesson, 1951 and Gavrilov-Zimin, 2011), with changes. Stages 1–13 occur during first year on *Picea orientalis* (Linnaeus, 1763): 1 – female “sexupara”, migrated from fir (June); 2–3 – larval instars on spruce (July); 4–5 – female and male (July); 6 – oviposition (July); 7 – wintering larva (August–March); 7^{bis}–8 – female “fundatrix” (April); 9 – oviposition (April); 10–11 – larva, producing a gall on twig of spruce (May); 12 – nymph (June); 13 – migrating female (July). Stages 14–24 occur during second year on *Abies nordmanniana* (Steven, 1838): 14–15 – females, migrating from spruce lay eggs (July); 16 – wintering larva (August–April); 17–18 – parthenogenetic female and it oviposition (May); 19–23 – new parthenogenetic generations (May–June); 24 – alate female, migrating to spruce (June).

интересные нюансы и отклонения. Так, у американского номинального вида *Pineus strobi* (Hartig, 1839) (якобы, вторично широко распространившегося также по Палеарктике), в США происходит обычная для адельгид миграция между первичными кормовыми растениями (*Picea* spp.) и веймутовой сосной (*Pinus strobus* Linnaeus, 1753) (Попова [Porova] 1967: 203). Но в отношении конкретных деталей жизненного цикла в соответствующей литературе присутствует полнейшая путаница, обусловленная вышеупомянутым таксономическим хаосом «видов» тлей, не имеющих дискретных отличий друг от друга. Во-первых, сам *P. strobi* не имеет чётких отличий от ранее описанного и очень широко распространённого *P. pini* (Goeze, 1778). Во-вторых, позднее описанный американский «вид» *P. floccus* (Patch, 1909) ничем не отличается от *P. strobi* (Попова [Porova] 1967: 203). Все эти три, якобы самостоятельных вида, развиваются преимущественно на вторичных кормовых растениях (соснах), давая несколько партеногенетических бескрылых поколений самок в год. Однако, с конца весны и по средину июля в большем или меньшем количестве появляются крылатые полоноски, которые мигрируют на ель, если подходящие виды ели имеются поблизости. По утверждению Раске и Ходсона (Raske and Hodson 1964), полоноски *P. strobi* перелетают на ели в конце июня-начале июля, откладывают яйца на хвое, но их потомство не выживает. У *P. floccus*, по утверждению Л. Уолтон (Walton 1980), поколения основательниц, полоносок и обоеполых особей, якобы, полностью отсутствуют, т.е. жизненный цикл представлен исключительно партеногенетическими поколениями, одно из которых развивается в галлах на ели, а несколько следующих – на сосне. Ранней весной второго года перезимовавшие партеногенетические самки откладывают яйца, из которых развиваются как бескрылые партеногенетические поколения, остающиеся на сосне, так и крылатые партеногенетические самки, которые в мае перелетают на ель, там откладывают яйца, и из этих яиц выходит новое поколение личинок-галлообразователей (Walton 1980). Все три указанных вида ничем принципиально не отличаются от *P. orientalis* (Dreyfus, 1888) за исключением лишь того, что последний характеризуется типичным для адельгид двухгодичным

циклом с регулярной сменой кормовых растений (Marchal 1913; Havelka et al. 2019). Для *P. orientalis* известно при этом, что на одних видах ели его половое поколение развивается нормально, тогда как на других оно погибает (Попова [Porova] 1967: 200). Таким образом, все четыре номинальных «вида» целесообразно рассматривать как единый широко распространённый вид под старейшим названием *Pineus pini* (Goeze, 1778), а упомянутые отклонения в репродуктивном поведении считать проявлением внутривидовой изменчивости в условиях разного климата и на разных кормовых растениях. Примечательной особенностью этого единого вида можно считать очень раннее (начиная с конца мая) появление крылатых самок на вторичном кормовом растении (соснах), когда питательная ценность растущих побегов хвойных деревьев ещё высока. Возможно, это обстоятельство связано с тем, что сосны зачастую растут в аридных местообитаниях и, по крайней мере, в некоторых южных частях обширного ареала *Pineus pini* s.l. рост побегов кормового растения приостанавливается уже к концу весны. Аналогичные примеры очень раннего появления крылатых полоносок известны для *Adelges viridis* в окрестностях Санкт-Петербурга (Россия) на лиственницах в условиях аномально тёплой весны (Попова [Porova] 1967: 188).

Остальные «виды» (около 50–55) из родов *Adelges* и *Pineus* описаны по партеногенетическим поколениям, обитающим на вторичных кормовых растениях, реже на елях (в галлах или в трещинах коры). Про многие из этих «видов» известно, что летом среди бескрылых партеногенетических самок появляются крылатые полоноски, но их дальнейшая судьба не прослежена. В других случаях детальное рассмотрение морфологии и образа жизни позволяет легко догадаться, от каких полноциклов видов происходят соответствующие партеногенетические линии. Так, однодомные *A. aenigmaticus* Annand, 1928, *A. diversis* Annand, 1928, *A. geniculatus* (Ratzeburg, 1844), *A. japonicus* (Monzen, 1929), *A. karamatsu* Inouye, 1945, *A. lapponicus* (Cholodkovsky, 1889), *A. oregonensis* Annand, 1928, *A. tardus* (Dreyfus, 1888), а также полноцикловые *A. isedakii* Eichhorn, 1978, *A. lariciatus* (Patch, 1909) и *A. tardoides* (Cholodkovsky, 1911) по сути дела представляют собой всего лишь вариации *Adelges laricis* Vallot,

1836 – см. подробнее на сайте Р. Блекмана и В. Истопа (Blackman and Eastop, https://aphidson-worldsplants.info/d_APHIDS_A/#Adelges).

Любопытной особенностью отличается галлообразующее поколение *Pineus similis* (Gillett, 1907), развивающееся, якобы, только на елях, без перелёта на вторичные кормовые растения (Cumming 1962). В галлах питаются два варианта личинок. Обычные личинки дают начало крылатым мигрантам, которые разлетаются на ветви той же самой ели или соседние еловые деревья. Другие личинки прямо внутри галла линяют на бескрылых самок, которые там же откладывают яйца. Это пока единственный известный пример размножения внутри галлов среди аделъгид, хотя аналогичные примеры, как будет показано ниже, весьма распространены у более продвинутых групп тлей.

ЭВОЛЮЦИЯ ЦИКЛИЧЕСКОГО ПАРТЕНОГЕНЕЗА У ФИЛЛОКСЕР (PHYLLOXERIDAE)

Вторая группа тлей, характеризующаяся облигатной яйцекладностью во всех поколениях, составляет семейство Phylloxeridae (филлоксеры). Циклический партеногенез этих тлей, сочетающийся с утратой яйцеклада и полным отсутствием кормовых связей с голосеменными растениями позволяет предположить, что филлоксеры не просто сестринская по отношению к аделъгидам группа (как это часто указывается в афидологической литературе, см., например, Neie 1987), но произошли от некоего вида аделъгид уже после появления и широкого распространения в Голарктике покрытосеменных растений, то есть, не ранее мелового периода. Все



Рис. 6. Галл *Phylloxera* sp. на листе гикори, США. Фото и копирайты: Judy Gallagher, <https://www.flickr.com/photos/52450054@N04/50955746943/>

Fig. 6. Gall of *Phylloxera* sp. on leaf of hickory, USA. Photo & copyrights: Judy Gallagher, <https://www.flickr.com/photos/52450054@N04/50955746943/>

современные виды филлоксер (около 70) связаны исключительно с древесными растениями, в основном, с букоцветными (Fagales) и ивовыми (Salicaceae). Большинство видов филлоксер обитают в Неарктике, где питаются на разных видах орехов-гикори (*Carya* spp.). На листовых пластинках, черешках и веточках этих растений филлоксеры образуют весьма разнообразные по строению галлы (Рис. 6, 7), в том числе закрытые (Pergande 1904; Stoetzel 1985a). По крайней мере у некоторых из этих видов полный жизненный цикл включает регулярную миграцию выходящих из галлов крылатых самок на вторичные кормовые растения – дубы (*Quercus* spp.) и каштаны (*Castanea* spp.), где галлов не образуется (Stoetzel 1985a). У других видов филлоксер, обитающих на гикори, цикл однодомный или не известен. Виноградная филлоксе-

ра, *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch, 1855), широко распространившаяся по всему миру в зонах выращивания винограда, также имеет североамериканское происхождение и, более того, считается происходящей от предкового вида, некогда обитавшего на гикори (Попова [Popova] 1967: 229). Виноградная филлоксера на американских сортах винограда развивается полноцикло, с регулярной миграцией с листьев, где она живёт в открытых галлах, на корни и обратно. Открытые галлы на краях листьев *Nyssa sylvatica* Marshall, 1785 (семейство Cornaceae, Кизиловые) в США образует также *Phylloxera nyssae* (Pergande, 1904). Вид живёт однодомно, половое поколение развивается в трещинах коры. Кормовая связь с *N. sylvatica* тоже, по-видимому, имеет вторичный характер, поскольку все виды рода *Phylloxera* Börner, 1908 характеризуются



Рис. 7. Галл *Phylloxera* sp. на листе гикори, США. Фото и копирайты: Katja Schulz, <https://www.flickr.com/photos/tree-grow/48516072207/>

Fig. 7. Gall of *Phylloxera* sp. on leaf of hickory, USA. Photo & copyrights: Katja Schulz, <https://www.flickr.com/photos/tree-grow/48516072207/>

исключительно бескрылыми поколениями, однодомностью и связью, преимущественно, с ивами (*Salix* spp.) и тополями (*Populus* spp.).

В палеарктической фауне разнообразие филлоксер во всех отношениях существенно ниже, чем в Неарктике. Во-первых, среди палеарктических видов не известно ни одного, обладающего миграцией на неродственные кормовые растения. Лишь для *Phylloxera quercus* Boyer de Fonscolombe, 1834 в Средиземноморье известна миграция между разными (вечнозелеными и листопадными) видами дубов. Во-вторых, за исключением, *Olegia ulmifoliae* (Aoki, 1973), обитающего в закрытых галлах на листьях вяза, в Палеарктике отсутствуют галлообразующие филлоксеры. В-третьих, круг кормовых растений палеарктических филлоксер ограничен, в основном, дубами, ивами и тополями. По одному виду известно также с вяза, груши и каштана. Все эти три вида филлоксер представлены исключительно бескрылыми поколениями, как и виды, обитающие на ивах и тополях. Среди палеарктических видов, питающихся на дубах, крылатые самки известны лишь для нескольких видов из типового рода *Phylloxera* Boyer de Fonscolombe, 1834 (Попова [Popova] 1967: 227).

Таким образом, анализ кормовых связей и жизненных циклов позволяет заключить, что возникновение филлоксер, как таксономической группы, связано с Северной Америкой и обитанием на орехах-гикори. Вероятно, переход с голосеменных растений, на которых обитал адегидный предок филлоксер, именно на гикори был связан с тем, что из распространённых в меловой период неарктических покрытосеменных растений только на гикори образовывались галлы и это позволяло первым филлоксерам развиваться в привычном цикле смены галловых и свободных поколений. Считается, что гикори появились в Северной Америке во второй половине мелового периода, а родственные им вымершие рода растений ещё раньше (Zhang et al. 2013). Помимо сохранения привычного репродуктивного цикла, жизнь филлоксер в закрытых галлах на начальных этапах эволюции, очевидно, обеспечивала эффективную защиту от хищников и неспециализированных паразитов и позволяла спасти от последних несколько наиболее массовых поколений тлей, развивающихся весной и в первой

половине лета. Как известно, специализированных перепончатокрылых паразитов у Adelgoidea нет (Мамонтова [Mamontova] 2008: 109), так же как нет таковых почти у всех примитивных археококцид (Orthezioidea), за исключением лишь некоторых видов из их самой «продвинутой» группы Iceryini (Gavrilov-Zimin and Danzig 2012). От таких паразитов даже закрытый галл защитить не способен, поскольку яйца паразитических наездников могут быть отложены в личинок тлей ещё до того, как створки галла сомкнутся и закроют их.

Сам по себе предполагаемый переход от обитания в закрытых галлах на елях к обитанию в закрытых галлах на листьях, черешках и побегах гикори неминуемо должен был привести к изменениям в репродуктивной биологии первых филлоксер. 1) В отличие от тесных внутренних полостей еловых галлов, галлы на гикори, по мере своего роста, образуют большое пространство, намного превосходящее объём тела взрослой тли. Это обстоятельство позволило первому поколению обитателей галлов не дожидаться их вскрытия, а свободно откладывать яйца внутри галла, с последующим развитием там же второго и даже третьего поколения. У некоторых современных видов, продуктивность обитателей галлов оказывается чрезвычайно высокой: у *Phylloxera devastatrix* Pergande, 1904 – от 300 до 1300 особей на один галл, в зависимости от его размера (Baker 1935), у *Olegia ulmifoliae* – до 1500 особей в одном галле (Шапошников [Shaposhnikov] 1979). 2) Откладка яиц внутри галла не требует наличия яйцеклада, поскольку нет необходимости прятать яйцо в какое-либо дополнительное укрытие. Таким образом, оказывается возможным объяснить утрату этого органа у филлоксер. 3) Развитие нескольких поколений, в том числе обоеполого, внутри галла, приводит к необязательности миграции на вторичные кормовые растения, поскольку полный жизненный цикл с гетерогонией в этом случае замыкается на одном и том же растении. Вероятно, по этой же причине у филлоксер неизвестно двухгодичных жизненных циклов.

С другой стороны, все эти изменения не отменяют других обстоятельств, которые сыграли важную роль в эволюции адегид и остались факторами эволюции более продвинутых групп тлей. Эти обстоятельства – невозможность син-

хронизации и массовости перекрёстного оплодотворения при развитии в закрытых галлах и резкое снижение питательной ценности древесных побегов к середине тёплого периода года. Действие этих факторов в сочетании с возможностью развития нескольких галловых поколений на гикори привели к существенно большей разнонаправленности эволюции филлоксер, в сравнении с адельгидами. Часть видов филлоксер сохранила регулярные миграции с гикори на вторичные кормовые растения (дубы, каштаны и, возможно, некоторые другие). Другие виды филлоксер перешли к постоянной полноциклости на гикори. Третьи виды стали полноцикло развиваться на вторичных кормовых растениях, образуя на них те или иные деформации листьев или формируя открытые галлы, не препятствующие свободному синхронному выходу полозосок и/или обоеполого поколения. Четвёртые виды, вероятно по причине постепенной эволюции химического состава их слюны, стали формировать открытые галлы на самих гикори. С другой стороны, формирование закрытых или открытых галлов на гикори очевидно зависело не только от эволюции филлоксер, но и от постепенной физиологической и морфологической эволюции разных видов этих деревьев. Нельзя исключать и того, что в самом начале эволюции филлоксер, представители их общего предка уже формировали как закрытые, так и открытые галлы, в зависимости от того, на каком виде гикори и на какой его части (листовой пластинке, черешке, основании молодого побега) они питались. В любом случае, очевидная разнонаправленность репродуктивной эволюции филлоксер и резкое расширение их кормовых связей в сравнении с адельгидами, позволяет говорить об их существенном сходстве по этим параметрам с афидоидными тлями. Однако вернуться к постоянному обоеполому размножению, которое было у предков тлей, ни филлоксеры, ни афидоидные тли не могут из-за сформировавшихся специфических особенностей гаметогенеза и исключительно партеногенетического способа образования обоеполого поколения (см. выше). В их жизненном цикле должно присутствовать, как минимум, одно партеногенетическое поколение, чередующееся с обоеполом. Такой репродуктивный «минимум» действительно достигается у некоторых



Рис. 8. Личинки основательниц *Acanthochermes quercus* Kollar, 1848 на листе дуба, Абхазия. Фото А.С. Курочкина.

Fig. 8. Larvae of fundatrices of *Acanthochermes quercus* Kollar, 1848 on oak leaf, Abkhazia. Photo of A.S. Kurochkin.

современных видов, например, у европейского вида дубовых филлоксер *Acanthochermes quercus* Kollar, 1848 (Рис. 8), в цикле которых остаются лишь партеногенетические бескрылые основательницы и бескрылые не питающиеся особи второго, обоеполого поколения. Развитие этих двух поколений проходит в апреле–мае, а остальную часть года вид представлен покоящимися яйцами, сохраняющимися внутри тел мёртвых самок (Grassi 1912: 69–70).

Необходимо также отметить две любопытные онтогенетические особенности филлоксер, эволюционное значение и распространённость которых остаются неясными. Во-первых, по наблюдению М. Стотзел (Stoetzel 1985b) личиночные стадии обоеполого поколения филлоксер «куколкоподобны» («pupiform larvae») из-за их неподвижности. Такие личинки-куколочки появляются после сбрасывания яйцевой оболочки, линяют четыре раза и превращаются в взрослых подвижных самок и самцов. Во-вторых, для

многих видов филлоксер отмечена откладка полоносками яиц разного размера – крупных женских и мелких мужских. К сожалению, в настоящее время нельзя с уверенностью сказать, присущи ли эти особенности всем филлоксе-рам и только им или же они встречаются также у каких-либо более продвинутых (афидоидных) тлей.

ДАЛЬНЕЙШАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ЦИКЛИЧЕСКОГО ПАРТЕНОГЕНЕЗА И ПОЯВЛЕНИЕ ЖИВОРОЖДЕНИЯ У АФИДОИДНЫХ ТЛЕЙ (APHIDOIDEA)

Все современные виды афидоидных тлей, как и филлоксеры, характеризуются утратой яйцеклада. С учётом этого обстоятельства, а также ряда репродуктивных особенностей и характера кормовых связей логично полагать, что афидоидные тли произошли в меловую эпоху от некоего древнего вида филлоксер. В противном случае пришлось бы признать, что комплекс признаков: циклический партеногенез + уникальная цитогенетическая система + утрата яйцеклада + переход с голосеменных кормовых растений на покрытосеменные возникал независимо несколько раз в эволюции тлей – первый раз в афидоидно-филлоксерной ветви по упомянутым выше причинам и ещё, как минимум, два раза у афидоидных тлей по каким-то иным неясным причинам. Такое чрезвычайное сочетание целого ряда эволюционных совпадений представляется абсолютно невероятным. Все немногочисленные связи афидоидных тлей с голосеменными растениями носят явно вторичный характер. Таковые связи имеются у ряда родов ляхнид (Lachnidae), у представителей рода рода *Neophyllaphis* Takahashi, 1920 (Drepanosiphidae) и у некоторых родов эриосоматид (Eriosomatidae). Эти примеры требуют несколько более подробного рассмотрения.

Ляхниды подсемейства цинарин (Cinarinae), широко распространённые в Голарктике и связанные с различными видами сосен (*Pinus* spp.), елей (*Picea* spp.), пихт (*Abies* spp.), лиственниц (*Larix* spp.) и кипарисовых (Cupressaceae), разными специалистами по тлям рассматриваются либо как одна из самых молодых, продвинутых групп афидоидных тлей, либо же, наоборот, как одна из самых архаичных (см. обзор конкури-

рующих мнений у Мамонтовой [Mamontova] 2008). Эти противоречия связаны с тем, что морфо-анатомические признаки ляхнид дают мозаичную картину плезиоморфности vs. апоморфности. Однако никто из афидологов не считает ляхнид более архаичными и древними в сравнении с афелидами и филлоксе-рами. Более того, внутри самого семейства Lachnidae, тли, связанные с покрытосеменными деревьями (типовое подсемейство Lachninae), по совокупности морфологических признаков, представляются более примитивными, нежели цинарины (Мамонтова [Mamontova] 2008: 104–164). В любом случае, для всех ляхнид характерна телескопическая эмбрионизация на основе плацентарного живорождения партеногенетических поколений. Ни одного примера яйцекладущих партеногенетических поколений среди ляхнид (как и всех афидоидных тлей) не известно и, соответственно, невозможно усмотреть прямой эволюционной связи между ними и каким-либо яйцекладущим видом, предковым для всех тлей.

Тли рода *Neophyllaphis* из монотипного подсемейства Neophyllaphidinae представлены в современной фауне 18 видами, связанными с голосеменными растениями семейств Podocarpaceae и Araucariaceae, преимущественно в Южном Полушарии, в том числе в горных районах тропического пояса планеты. Все эти виды развиваются однодомно, но в целом ряде случаев полноцикло, с появлением крылатых (редко бескрылых) особей обоеполого поколения (Blackman and Eastop, https://aphidson-worldsplants.info/d_APHIDS_N/#Neophyllaphis). Уже то обстоятельство, что эти тли, как и их кормовые растения, в своём распространении оторваны от очевидного центра разнообразия и происхождения тлей, т.е. от зоны умеренного климата Голарктики, само по себе не позволяет считать их предковой группой по отношению к остальным афидоидным тлям. Для одного из видов, *N. brimblecombei* Carver, 1971, в южном Китае, куда вид был очевидно завезён из Австралии, указывалась кормовая связь с эвкалиптом (*Eucalyptus robusta* Smith, 1792) (Qiao et al. 2001), что дополнительно свидетельствует в пользу вторичности связи неофиллафисов с голосеменными. Для партеногенетических поколений всех этих видов тлей характерно облигатное

живорождение, что, как и в случае с ляхнидами, исключает прямую эволюционную связь неофиллафисов с гипотетическими предками тлей.

Филогенетические реконструкции, предлагавшиеся разными авторами для остальных групп афидоидных тлей, чрезвычайно противоречивы (Heie 1987; Shaposhnikov 1987; Wegierek 1992; Wojciechowski 1992; Heie and Wegierek 2009; Ortiz-Rivas and Martinez-Torres 2010; и др.) и не позволяют сделать однозначных выводов об их эволюционной истории. По совокупности морфо-анатомических признаков, эриосоматиды (Eriosomatidae = Pemphigidae) обычно рассматриваются как одно из архаичных семейств афидоидных тлей (Shaposhnikov 1987; Heie and Wegierek 2009). Однако при построении эволюционных реконструкций никто из афидологов – филогенетиков не обращает внимания на то, что только для эриосоматид, среди всех Aphidoidea, отмечалось отрождение партеногенетического потомства в оболочках, которые вскоре сбрасываются освобождающейся личинкой (Мордвилко [Mordwilko] 1901: 58; Hille Ris Lambers 1950). Поскольку эриосоматиды имеют такое же количество личиночных стадий, что и прочие тли, нет оснований предполагать некую дополнительную «эмбриональную линьку». Следовательно, эти оболочки имеют материнское происхождение и гомологичны оболочке яйца, т.е. хориону, о чём прямо писал Мордвилко [Mordwilko] (1901: 58). Признак этот, вероятно, следует рассматривать, как плезиоморфный, свидетельствующий о переходе от яйцеживорождения к плацентарному живорождению. В целом, яйцеживорождение – это обычный промежуточный этап между яйцекладностью и живорождением в эволюции разных групп животных, в том числе в сестринской по отношению к тлям группе кокцид (Иванова-Казас [Ivanova-Kazas] 1995; Ostrovsky et al. 2016; Gavrilov-Zimin 2022). Кроме того, развитие эмбрионов в теле мигрирующего поколения у изученных эриосоматид происходит не последовательно, как у других Aphidoidea, а одновременно, так что перелетевшая на вторичное кормовое растение самка отрождает всё своё потомство в очень краткий промежуток времени, подобно тому, как это делают многие яйцекладущие насекомые, в частности самки яйцекладущих и яйцеживородящих кокцид. Эту особенность пемфигид ранее

уже отмечал Хилле Рис Ламберс (Hille Ris Lambers 1950). Мною лично одновременность развития эмбрионов проверена путём вскрытия мигрирующих самок у таких видов как *Colopha compressa* (Koch, 1856), *Prociphilus fraxini* (Fabricius, 1777), *P. xylostei* (De Geer, 1773) и *Pemphigus spirothecae* Passerini, 1860. Учитывая, что сложное плацентарное живорождение тлей, сочетающееся с педогенезом и телескопической эмбрионизацией, вряд ли могло возникнуть внезапно, именно эриосоматид логично признать «переходным эволюционным звеном» от яйцекладущих Phylloxeroidea к живородящим Aphidoidea.

Семейство Eriosomatidae подразделяется на три подсемейства: Eriosomatinae, Fordinae и Pemphiginae. Представители Eriosomatinae (рода *Aphidounguis* Takahashi, 1963, *Byrsocryptoides* Dzhibladze, 1960, *Colopha* Monell, 1877, *Colophina* Börner, 1931, *Eriosoma* Leach, 1818, *Gharesia* Stroyan, 1963, *Hemipodaphis* David et al., 1972, *Kaltenbachella* Schouteden, 1906, *Paracolopha* Hille Ris Lambers, 1966, *Schizoneurata* Hille Ris Lambers, 1973, *Schizoneurella* Hille Ris Lambers, 1973, *Siciunguis* Zhang et Qiao, 1999, *Tetraneura* Hartig, 1841, *Zelkovaphis* Barbagallo, 2002) используют в качестве основных кормовых растений преимущественно различные виды вязов (*Ulmus* spp.) и дзелькв (*Zelkova* spp.), на листьях которых образуют закрытые или открытые галлы (Рис. 9). В галлах развивается несколько поколений партеногенетических самок. К середине лета в галлах появляются крылатые особи, которые мигрируют на корни (реже надземные части) различных древесных или травянистых цветковых растений. На вторичных кормовых растениях также развивается несколько партеногенетических поколений, но никогда не образуется галлов. Осенью крылатые полоноски возвращаются на вязы, где отрождают в трещинах коры личинок обоополого поколения. Эти личинки лишены ротовых органов, не питаются, линяют четыре раза, а затем спариваются, и каждая самка откладывает одно зимующее яйцо.

В подсемействе Fordinae (рода *Aloephagus* Essig, 1950, *Aploneura* Passerini, 1863, *Asiphonella* Theobald, 1923, *Baizongia* Rondani, 1848, *Chaetogeoica* Remaudière et Tao, 1957, *Dimelaphis* Zhang, 1998, *Floraphis* Tsai et Tang, 1946, *Forda* von Heyden, 1837, *Geoica* Hart, 1894, *Geopemphigus* Hille



Рис. 9. Галлы *Tetraneura ulmi* (Linnaeus, 1758) на листе вяза, США. Фото и копирайты: Judy Gallagher, <https://www.flickr.com/photos/52450054@N04/33994074962/>

Fig. 9. Galls of *Tetraneura ulmi* (Linnaeus, 1758) on elm leaf, USA. Photo & copyrights: Judy Gallagher, <https://www.flickr.com/photos/52450054@N04/33994074962/>

Ris Lambers, 1933, *Inbaria* Barjadze et al., 2018, *Kaburagia* Takagi, 1937, *Meitanaphis* Tsai et Tang, 1946, *Melaphis* Walsh, 1867, *Nurudea* Matsumura, 1917, *Paracletus* von Heyden, 1837, *Qiao* Hébert et al., 2022, *Rectinasus* Theobald, 1914, *Schlechtendalia* Lichtenstein, 1883, *Slavum* Mordvilko, 1927, *Smynthuroides* Westwood, 1849, *Tramaforda* Manheim, 2007) первичными кормовыми растениями тлей являются фисташки (*Pistacia* spp.) и сумахи (*Rhus* spp.). На листьях этих растений образуются закрытые или открытые галлы (Рис. 10). Жизненные циклы сходны с таковыми у эриосоматин, но таксономическое разнообразие вторичных кормовых растений у них гораздо шире и включает (у видов американского рода *Melaphis*) даже мхи. У многих видов *Fordinae* вскрытие галлов происходит лишь к концу лета или даже осенью (в сентябре – октябре). По этой

причине полный жизненный цикл растягивается на два года. У некоторых видов фордин основательницы образуют сначала маленький «временный» галл, а затем значительная часть самок дочернего поколения уходит из материнского галла и образует более просторные галлы на том же самом растении (Wool 2005: 87–88). Виды, распространённые в регионах, где ныне отсутствуют фисташки и сумахи, представлены только партеногенетическими популяциями на вторичных кормовых растениях. Среди таких популяций иногда встречаются случаи мозаицизма, когда крылатые партеногенетические самки, питающиеся на корнях вторичных кормовых растений, содержат одновременно и телитокические (с хоботками) и обоеполые (без хоботков) эмбрионы (Мордвилко [Mordwilko] 1901: 83, 214; Попова [Pопова] 1967: 117). Мною



Рис. 10. Галлы двух разных видов Fordinae на побегах *Pistacia terebinthus* Linnaeus, 1753. Фото и копирайты: Gene Selkov, <https://www.flickr.com/photos/selkovjr/45002126051/>

Fig. 10. Galls of two different species of Fordinae on twigs of *Pistacia terebinthus* Linnaeus, 1753. Photo & copyrights: Gene Selkov, <https://www.flickr.com/photos/selkovjr/45002126051/>

(Гаврилов-Зимин [Gavrilov-Zimin] 2024) было предложено называть такое явление «мозаичной эмбрионизацией».

Тли подсемейства Pemphiginae (рода *Ceratopemphigiella* Menon et Pawar, 1958, *Ceratopemphigus* Schouteden, 1905, *Clydesmithia* Danielsson, 1989, *Cornaphis* Gillette, 1913, *Diprociphilus* Zhang et Qiao, 1999, *Epipemphigus* Hille Ris Lambers, 1966, *Formosaphis* Takahashi, 1925, *Furvaaphis* Hong, 2002, *Gootiella* Tullgren, 1925, *Grylloprociphilus* Smith et Pepper, 1968, *Mimeuria* Börner, 1952, *Mordwilkoja* Del Guercio, 1909, *Neopemphigus* Mamontova et Kolomoets, 1981, *Neoprociphilus* Patch, 1912, *Pachypappa* Koch, 1856, *Pachypappella* Baker, 1920, *Patchiella* Tullgren, 1925, *Pemphigus* Hartig, 1839, *Prociphilus* Koch, 1857, *Thecabius* Koch, 1857, *Tiliphagus* Smith, 1965, *Uichancoella* Calilung, 1975) используют в качестве первич-

ных кормовых растений преимущественно тополя (*Populus* spp.), реже другие древесные покрытосеменные. Весенние генерации питаются внутри закрытых или открытых галлов на листьях или черешках листьев тополей, а вышедшие из галлов крылатые мигранты обычно перелетают на корни хвойных деревьев, реже на травянистые покрытосеменные. Род *Prociphilus* отличается от остальных родов подсемейства необычайно широким спектром первичных кормовых растений (из семейств Rosaceae, Caprifoliaceae, Oleaceae и др.), но летняя миграция всё равно осуществляется на корни хвойных растений. Некоторые виды, например, обитающий в закрытых галлах на тополях *Pemphigus spyrothecae* Passerini, 1860 (Рис. 11), имеют однокормный цикл. Лишь немногие пемфигины обитают в тропическом климате, например,



Рис. 11. Галлы *Pemphigus spirothecae* Passerini, 1860 на черешках листьев тополя, Самарская обл. России. Фото А.С. Курочкина.

Fig. 11. Galls of *Pemphigus spirothecae* Passerini, 1860 on petioles of poplar, Samara Prov. of Russia. Photo of A.S. Kurochkin.

монотипный род *Ceratopemphigus*, представители которого образуют закрытые галлы на *Ligustrum robustum* (Roxburgh, 1832) в юго-восточной Азии; жизненный цикл этого вида не известен (Cock et al. 2010).

Таким образом, во всех трёх подсемействах эриосоматид многие виды демонстрируют архаичный, присущий ещё адельгидам, жизненный цикл с развитием внутри закрытых галлов, а в подсем. Fordinae ряд видов имеет даже двухгодичный цикл, опять же характерный для адельгид. Это обстоятельство дополнительно иллюстрирует чрезвычайную зависимость жизненного цикла тлей от специфики галлообразования на конкретных растениях. Невозможно представить себе, чтобы такое затягивание цикла было эволюционно выгодно соответствующим видам тлей, каким-либо образом «контролирующим» развитие галла. Однако логично объяснить эту ситуацию простой

невозможностью выхода из закрытых галлов до окончания летнего сезона. Появление плацентарного живорождения и телескопической эмбрионизации, произошедшие у тлей впервые, вероятно, именно среди эриосоматид позволяет существенно ускорить смену поколений, а, следовательно, повысить количество потомков, независимо от времени вскрытия галла. Разумеется, это возможно только в случаях достаточного внутреннего пространства галла, что также зависит от специфики кормового растения.

Среди остальных афидоидных тлей, жизнь в закрытых галлах известна лишь для ряда родов/видов гормафидид (Homaphididae), относимых к трибе Cerataphidini (Aoki and Kurosu 2010). Галлообразующие цератафидины используют в качестве первичных кормовых растений стираксовые деревья (*Styrax* spp.), на которых образуют однокамерные или многокамерные закрытые галлы. В качестве вторичных кормовых

растений обычно выступают бамбуки, пальмы и имбирные. В умеренном климате, цикл галлообразующих цератафидин вполне подобен циклам эриосоматид (Aoki and Kurosu 2010). Это обстоятельство не вызывает удивления, учитывая, что гормафидиды некоторыми исследователями считаются группой близкородственной или даже сестринской по отношению к эриосоматидам (Heie 1987; Wojciechowski 1992). В азиатских субтропиках и тропиках цератафидины становятся либо неполноциклыми на вторичных (реже – первичных) кормовых растениях, либо миграция с вторичных растений на первичные приобретает у них факультативный характер (Aoki and Kurosu 2010). Чрезвычайной длительности существования (до 20 месяцев!) достигают галлы *Ceratoglyphina styracicola* (Takahashi, 1921) на *Styrax suberifolius* Hooker et Arnott, 1837 на Тайване; население галла при этом может достигать 100000 особей, примерно половину из которых составляют не размножающиеся особи – «солдаты», выполняющие охранную функцию (Aoki and Kurosu 2010).

У афидоидных тлей из семейств Aphididae, Drepanosiphidae и Mindaridae некоторые виды образуют те или иные «ложные галлы», представляющие собой скручивание листьев или хвои кормовых растений. Такие укрытия не представляют проблем для свободного выхода мигрирующих крылатых особей тлей, и такой выход осуществляется по мере окончания роста побегов соответствующих растений и снижения их пищевой ценности (Попова [Popova] 1967).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из приведённого анализа основных направлений трансформации жизненных циклов и характера размножения тлей можно отчётливо видеть, что эволюция их архаичных групп – адельгид, филлоксер, эриосоматид и гормафидид полностью или частично связана с жизнью в закрытых галлах, образующихся на голосеменных или покрытосеменных растениях. Обитание в закрытых галлах принципиально отличает тлей от других родственных групп хоботных галлообразующих насекомых, включая кокцид, псиллид и некоторых клопов; среди этих групп нет известных примеров образования закрытых галлов, равно как и примеров

циклического партеногенеза, хотя иные (не циклические) варианты партеногенеза встречаются весьма часто, особенно у кокцид (Gavrilov 2007; Kuznetsova et al. 2021). Закрытые галлы, известные для немногих видов трипсов, обычно растрескиваются ещё до полового созревания первого галлового поколения (Kranz et al. 2002), и, таким образом, проблем со свободным выходом насекомых для спаривания с особями из других галлов не возникает. Циклического партеногенеза у трипсов также не известно, хотя группа в целом характеризуется аррентотическим партеногенезом и гапло-диплоидией (Kuznetsova et al. 2021).

В настоящей статье нет возможности и необходимости рассматривать остальные многочисленные группы животных-галлообразователей, но можно отметить, что среди наземных животных регулярный циклический партеногенез доказан лишь для некоторых орехотворок (Hymenoptera: Cynipidae), живущих в закрытых галлах (Stone et al. 2002; Csóka et al. 2005). В отличие от хоботных насекомых, орехотворки, как и большинство животных-галлообразователей, характеризуются грызущим ротовым аппаратом. По этой причине их личинки и/или взрослые особи теоретически могут прогрызть растительную ткань и обеспечить себе выход наружу в любое время. Однако в реальности выход из галлов орехотворок одного и того же вида в одной и той же местности обычно значительно растянут во времени. У ряда видов это происходит лишь после зимовки в отмершем галле. Таким образом, синхронность появления взрослых особей оказывается сильно нарушенной. Например, в экспериментах с *Andricus quercuslanigera* (Ashmead, 1881) в Техасе, выход партеногенетического поколения из дубовых галлов происходил с 9 сентября по 24 февраля (Hood et al. 2018). В результате, галловые орехотворки, как и тли, демонстрируют большое разнообразие вариантов жизненного цикла, который может включать регулярную облигатную смену партеногенетического и обоеполого поколения, или ограничиваться только партеногенетическими или только обоеполыми поколениями, заканчиваться в течение одного года или же растягиваться на два года, сочетаться со сменой кормовых растений или быть однодомным и т.д. (Stone et al. 2002).

Более или менее регулярная гетерогония известна также у ряда групп первичноводных животных, например, у некоторых трематод, коловраток и ракообразных (White 1973) и, совершенно очевидно, возникает в этих группах по неким иным причинам, отличающимся от описанных выше для тлей.

В обзорной литературе можно найти упоминание о наличии циклического партеногенеза у галлиц (Diptera: Cecidomyiidae), например, в подсемействах Porricondylinae и Lestremiinae (см., например, White 1973; Gokhman and Kuznetsova 2017). На самом же деле речь идёт о факкультативном появлении обоеполых поколений, не имеющем регулярного характера. Представители некоторых родов галлиц размножаются преимущественно педогенетическим путём, но небольшая часть их личинок может прорывает полный метаморфоз и становится способной к обоеполому размножению (Иванова-Казас [Ivanova-Kazas] 1981).

В качестве примера циклического партеногенеза, ошибочно также указывают жизненный цикл жука *Micromalthus debilis* LeConte, 1878, в то время как размножение этого вида осуществляется исключительно партеногенетическим путём (Perotti et al. 2016).

Подводя итоги, можно сформулировать следующие основные тезисы, характеризующие эволюцию репродуктивных особенностей тлей.

1) Циклический партеногенез тлей представляет собой особый вариант гетерогонии (смены партеногенетических и обоеполых поколений), строго связанный со сменой времён года в умеренном климате и обусловленный облигатным отрождением телитокических самок из оплодотворённых яиц.

2) Возникновение такого жизненного цикла можно объяснить длительной (десятки миллионов лет) эволюцией наиболее архаичной группы современных тлей – аделгид на их основных кормовых растениях (*Picea* spp. или предках ели), начиная с триасового или юрского периодов. Питание весеннего поколения аделгид на развивающихся побегах елей всегда вызывает образование закрытых стробилоподобных галлов, вскрытие которых сильно растянуто во времени и препятствует панмиксии в популяциях.

3) Неравномерное вскрытие галлов препятствует синхронности развития особей в попу-

ляции и приводит к одновременному существованию всех стадий онтогенеза в течении летнего периода. Последующая вторичная синхронизация онтогенезов оказывается возможной только при свободном развитии на органах вторичных или первичных кормовых растений в условиях одновременного прекращения роста побегов растений во второй половине лета.

4) Эволюция других архаичных групп тлей – филлоксер, эриосоматид и гормафидид также полностью или частично связана с жизнью в закрытых галлах, но на покрытосеменных растениях. Такие галлы, в отличие от галлов на елях, обладают значительно более просторной внутренней полостью, что позволяет развиваться внутри них несколькими партеногенетическим поколениям.

5) Утрату яйцеклада у филлоксер и, гипотетически, произошедших от них афидоидных тлей можно объяснить именно исходной жизнью в галлах, где откладка яиц не требует специальных приспособлений.

6) Эволюционный переход от яйцекладности партеногенетических поколений к живорождению произошёл, вероятно, у предков современных эриосоматид (Eriosomatidae), о чём свидетельствуют плезиоморфные черты репродуктивной биологии последних.

7) Появление плацентарного живорождения и телескопической эмбрионизации, произошедшие у тлей впервые, вероятно, среди галлообразующих эриосоматид, позволило существенно ускорить смену поколений, а, следовательно, повысить количество потомков, независимо от времени вскрытия галлов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен В.Г. Кузнецовой и Н.Н. Карпун за высказанные ценные замечания, а также А.С. Курочкину и зарубежным специалистам (Whitney Cranshaw, Judy Gallagher, Katja Schulz, Gene Selkov), в том числе анонимным, чьи фотографии использованы в настоящей статье согласно лицензии «Creative Commons». Работа выполнена в рамках темы государственного задания Зоологического института РАН № 122031100272-3 и темы № 0002-2022-0019 Санкт-Петербургского филиала Института истории естествознания и техники РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Annand P.N. 1928.** A contribution toward a monograph of the Adelginae (Phylloxeridae) of North America. *Stanford University Publications (Biological Sciences)*, 6(1): 1–146.
- Aoki S. and Kurosu U. 2010.** A Review of the biology of Cerataphidini (Hemiptera, Aphididae, Hormaphidinae), focusing mainly on their life cycles, gall formation, and soldiers. *Psyche*, 380351: 1–34. <https://doi.org/10.1155/2010/380351>
- Baker H. 1935.** *Phylloxera devastatrix* Perg. on pecans. *Journal of Economic Entomology*, 28(4): 681–685. <https://doi.org/10.1093/jee/28.4.681>
- Blackman R.L. 1987.** Reproduction, cytogenetics and development. In: A.K. Minks and P. Harrewijn (Eds). *Aphids. Their biology, natural enemies and control*. Volume A. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo: 163–195.
- Blackman R.L. and Hales D.F. 1986.** Behaviour of the X chromosomes during growth and maturation of parthenogenetic eggs of *Amphorophora tuberculata* (Homoptera, Aphididae), in relation to sex determination. *Chromosoma*, 94: 59–64. <https://doi.org/10.1007/bf00293530>
- Cholodkowski N.A. 1915.** Chermeses, injuring coniferous trees. M. Merkushev Publisher, Petrograd, 90 p. [In Russian].
- Cock M.J.W., Shaw R.H. and Blackman R.L. 2010.** On the biology of *Ceratopemphigus zehntneri* Schouteden (Hemiptera: Aphididae), a gall-forming aphid on *Ligustrum robustum* subsp. *Walkerii* (Oleaceae), in Sri Lanka. *Zootaxa*, 2614: 46–52. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2614.1.4>
- Csóka G., Stone G.N. and Melika G. 2005.** Biology, ecology, and evolution of gall-inducing Cynipidae. In: A. Raman, C.W. Schaefer and T.M. Withers (Eds). *Biology, Ecology, and Evolution of Gall-Inducing Arthropods*. Science Publishers, Enfield, Plymouth: 573–642.
- Cumming M.E.P. 1962.** The biology of *Pineus similis* (Gill.) (Homoptera: Phylloxeridae) on Spruce. *The Canadian Entomologist*, 94(4): 395–408. <https://doi.org/10.4039/Ent94395-4>
- Danzig E.M. 1993.** Suborder Coccinea. Families Phoenicococcidae and Diaspididae. Nauka, St. Petersburg, 453 p. (Fauna of Russia and neighbouring countries. New series, 144). [In Russian].
- Danzig E.M. and Gavrilov-Zimin I.A. 2014.** Palearctic mealybugs (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae). Part 1. Subfamily Phenacoccinae. ZIN RAS, St. Petersburg, 678 p. (Fauna of Russia and neighbouring countries. New series, No. 148).
- Danzig E.M. and Gavrilov-Zimin I.A. 2015.** Palearctic mealybugs (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae). Part 1. Subfamily Phenacoccinae. ZIN RAS, St. Petersburg, 619 p. (Fauna of Russia and neighbouring countries. New series, No. 149).
- Davis G.K. 2012.** Cyclical parthenogenesis and viviparity in aphids as evolutionary novelties. *Journal of Experimental Zoology. (B, Molecular and Developmental Evolution)*, 318(6): 448–59. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22441>
- Dixon A.F.G. 1987.** Evolution and adaptive significance of cyclical parthenogenesis in aphids. In: A.K. Minks and P. Harrewijn (Eds). *Aphids. Their biology, natural enemies and control*. Vol. A. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo: 289–297.
- Favret C., Havill N.P., Miller G.L., Sano M. and Victor B. 2015.** Catalog of the adelgids of the world (Hemiptera, Adelgidae). *ZooKeys*, 534: 35–54. <https://doi.org/10.3897/zookeys.534.6456>
- Felsenstein J. 1974.** The evolutionary advantage of recombination. *Genetics*, 78(2): 737–56. <https://doi.org/10.1093/genetics/78.2.737>
- Gavrilov I.A. 2007.** A catalogue of chromosomal numbers and genetic systems of scale insects (Homoptera: Coccinea) of the world. *Israel Journal of Entomology*, 37: 1–45.
- Gavrilov-Zimin I.A. 2018.** Ontogenesis, morphology and classification of archaeococcids (Homoptera: Coccinea: Orthezioidea). Supplementum 2 to *Zoosystematica Rossica*. ZIN RAS, St.-Petersburg. 260 p. <https://doi.org/10.31610/zsr/2018.supl.2.1>
- Gavrilov-Zimin I.A. 2021.** Aberrant ontogeneses and life cycles in Paraneoptera. *Comparative Cytogenetics*, 15(3): 253–277. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v15.i3.70362>
- Gavrilov-Zimin I.A. 2022.** Development of theoretical views on viviparity. *Biological Bulletin Reviews*, 12: 570–595. <https://doi.org/10.1134/S2079086422060032>
- Gavrilov-Zimin I.A. 2023.** Ancient reproductive modes and criteria of multicellularity. *Comparative Cytogenetics*, 17: 195–238. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.17.109671>
- Gavrilov-Zimin I.A. 2024.** The concept of evolutionary embryonization/desembryonization of ontogeneses. *Uspehi Sovremennoi Biologii*, 144 (in press). [In Russian].
- Gavrilov-Zimin I.A. and Danzig E.M. 2012.** Taxonomic position of the genus *Puto* Signoret (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) and separation of higher taxa in Coccinea. *Zoosystematica Rossica*, 22(1): 97–111. <https://doi.org/10.31610/zsr/2012.21.1.97>
- Gavrilov-Zimin I.A., Grozeva S.M., Gapon D.A., Kurochkin A.S., Trencheva K.G. and Kuznetsova V.G. 2021.** Introduction to the study of chromosomal and reproductive patterns in Paraneoptera. *Comparative Cytogenetics*, 15(3): 217–238. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v15.i3.69718>
- Gavrilov-Zimin I.A., Stekolshikov A.V. and Gautham D.C. 2015.** General trends of chromosomal evolution in Aphidococca (Insecta, Homoptera, Aphidinea +

- Coccinea). *Comparative Cytogenetics*, **9**(3): 335–422. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v9i3.4930>
- Gokhman V.E. and Kuznetsova V.G. 2017.** Parthenogenesis in Hexapoda: holometabolous insects. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **2018**, **56**: 23–34. <https://doi.org/10.1111/jzs.12183>
- Grassi B. 1912.** Contributo alia conoscenza delle Fillosserini ed in particolare delta Fillossera della Vite. Tipografica nazionale di G. Bertero EC, Rome, 456 p.
- Hales D.F., Tomiuk J., Wöhrmann K. and Sunnucks P. 1997.** Evolutionary and genetic aspects of aphid biology: a review. *European Journal of Entomology*, **94**: 1–55.
- Han L., Zhao Y., Zhao M., Sun J., Sun B. and Wang X. 2023.** New fossil evidence suggests that angiosperms flourished in the middle Jurassic. *Life*, **13**(3, 819): 1–12. <https://doi.org/10.3390/life13030819>
- Havelka J., Danilov J. and Rakauskas R. 2019.** Aphids of the family Adelgidae in Lithuania: distribution, host specificity and molecular (mitochondrial COI and nuclear EF-1 α) diversity. *Biologia*, **2020**, **75**: 1155–1167. <https://doi.org/10.2478/s11756-019-00365-1>
- Havill N.P. and Footitt R.G. 2007.** Biology and evolution of Adelgidae. *Annual Review of Entomology*, **52**: 325–349. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091303>
- Havill N.P., Griffin B.P., Andersen J.C., Footitt R.G., Justesen M.J., Caccone A., D'Amico V. and Elington J.S. 2020.** Species delimitation and invasion history of the balsam woolly adelgid, *Adelges* (*Dreyfusia*) *piceae* (Hemiptera: Aphidoidea: Adelgidae), species complex. *Systematic Entomology*, **46**: 186–204. <https://doi.org/10.1111/syen.12456>
- Heie O.E. 1987.** Palaeontology and phylogeny. In: A.K. Minks and P. Harrewijn (Eds). *Aphids. Their Biology, Natural Enemies and Control*. Elsevier, Amsterdam: 367–391.
- Heie O.E. and Wegierek P. 2009.** A classification of the Aphidomorpha (Hemiptera: Sternorrhyncha) under consideration of the fossil taxa. *Redia*, **92**: 69–72.
- Hille Ris Lambers D. 1950.** An apparently unrecorded mode of reproduction in Aphididae. Proceedings of 8th International Congress of Entomology, Stockholm, p. 235.
- Hood G.R., Zhang L., Topper L., Brandão-Dias P.E.P., Del Pino G.A., Comerford M.S. and Egan S.P. 2018.** 'Closing the life cycle' of *Andricus quercuslanigera* (Hymenoptera: Cynipidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **111**(3): 103–113. <https://doi.org/10.1093/aesa/say005>
- Ivanova-Kazas O.M. 1977.** Asexual reproduction of animals. Leningrad University, Leningrad, 240 p. [In Russian].
- Ivanova-Kazas O.M. 1981.** Comparative embryology of invertebrates. Part 6. Atelocerata. Nauka, Moscow, 207 p. [In Russian].
- Ivanova-Kazas O.M. 1995.** Evolutionary embryology of animals. Nauka, St. Petersburg, 565 p. [In Russian].
- Klymiuk A.A. and Stockey R.A. 2012.** A lower Cretaceous (Valanginian) seed cone provides the earliest fossil record for *Picea* (Pinaceae). *American Journal of Botany*, **99**: 1069–1082. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100568>
- Kranz B.D., Schwarz M.P., Morris D.C. and Crespi B.J. 2002.** Life history of *Kladothrips ellobus* and *Oncothrips rodwayi*: insight into the origin and loss of soldiers in gall-inducing thrips. *Ecological Entomology*, **27**: 49–57. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.0380a.x>
- Kuznetsova V.G., Gavrilov-Zimin I.A., Grozeva S.M. and Golub N.V. 2021.** Comparative analysis of chromosome numbers and sex chromosome systems in Paraneoptera (Insecta). *Comparative Cytogenetics*, **15**(3): 279–327. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v15.i3.71866>
- Mamontova V.A. 1991.** Suborder Aphidinea – Aphids. In: E.N. Savchenko (Ed.). *Gall-inducing insects of agricultural and wild plants of European part of USSR*. Homoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Heteroptera. Naukova Dumka, Kiev: 46–123. [In Russian].
- Mamontova V.A. 2008.** Evolution, phylogenesis, system of the aphid family lachnidae (Homoptera: Aphidoidea). Naukova Dumka, Kiev, 207 p. [In Russian].
- Mamontova V.A. 2012.** Aphids of the family Lachnidae (Homoptera: Aphidoidea) of the fauna of Eastern Europe and neighboring territories. Naukova Dumka, Kiev, 390 p. [In Russian].
- Marchal P. 1913.** Contribution à l'étude de la biologie des Chermes. *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)*, **18**: 153–385.
- Moran N.A. 1992.** The evolution of aphid life cycles. *Annual Review of Entomology*, **37**: 321–348. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.001541>
- Mordwilko A. 1901.** On the biology and morphology of aphids (fam. Aphididae Pass.). M. Stasyulevich Publisher, St. Petersburg, 947 p. [In Russian].
- Noordam D. 2004.** Aphids of Java. Part V: Aphidini. *Zoologische Verhandelingen*, **346**: 7–206.
- Orlando E. 1974.** Sex determination in *Megoura viciae* Bukton (Homoptera Aphididae). *Monitore Zoologico Italiano*, **8**(1–2): 61–70.
- Ortiz-Rivas B. and Martínez-Torres D. 2010.** Combination of molecular data support the existence of three main lineages in the phylogeny of aphids (Hemiptera: Aphididae) and the basal position of the subfamily Lachninae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **55**(1): 305–317. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.12.005>
- Ostrovsky A.N., Lidgard S., Gordon D.P., Schwaha T, Genikhovich G. and Ereskovsky A.V. 2016.** Matrotrophy and placentation in invertebrates: a new paradigm. *Biological Reviews*, **91**: 673–711. <https://doi.org/10.1111/brv.12189>

- Otto S.P. 2009.** The evolutionary enigma of sex. *American Naturalist*, **174**(Suppl. 1): S1–S14. <https://doi.org/10.1086/599084>
- Ozaki K. 2000.** Insect–plant interactions among gall size determinants of adelgids. *Ecological Entomology*, **25**: 452–459. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2000.00281.x>
- Pergande T. 1904.** North American Phylloxerinae affecting Hicoria (Carya) and other trees. *Proceedings of Davenport Academia of Sciences*, **9**: 185–273. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.54119>
- Perotti M., Young D. and Braig H. 2016.** The ghost sex-life of the paedogenetic beetle *Micromalthus debilis*. *Scientific Reports*, **6**: 27364. <https://doi.org/10.1038/srep27364>
- Popova A.A. 1967.** The types of aphid adaptations to feeding on their host plants. Nauka, Leningrad, 291 p. [In Russian].
- Qiao G.X., Zhang G.X. and Cao Y. 2001.** The genus *Neophyllaphis* Takahashi (Homoptera: Aphididae) from China with description of one new species. *Oriental Insects*, **35**(1), 91–96. <https://doi.org/10.1080/00305316.2001.10417290>
- Raske A.G. and Hudson A.C. 1964.** The development of *Pineus strobi* (Hartig) (Adelgidae, Phylloxeridae) on white pine and black spruce. *The Canadian Entomologist*, **96**(4): 599–616. <https://doi.org/10.4039/Ent96599-4>
- Rohfritsch O. 1992.** Patterns in gall development. In: J.D. Shorthouse and O. Rohfritsch (Eds). *Biology of insect-induced galls*. Oxford University Press, Oxford, NY: 60–86. [Cited after Tabuchi et al. 2009].
- Shaposhnikov G.Ch. 1964.** Suborder Aphidinea – Aphids. In: G.Ya. Bei-Bienko (Ed.). *Keys to the insects of European part of USSR*. Vol. 1. Nauka, Moscow–Leningrad: 489–616. [In Russian].
- Shaposhnikov G.Ch. 1979.** Oligomerization, polymerization and organization of morphological structures in the evolution of aphids. *Entomologicheskoe Obozrenie*, **58**: 718–741.
- Shaposhnikov G.Ch. 1987.** Evolutionary estimation of taxa. In: A.K. Minks and P. Harrewijn (Eds). *Aphids. Their biology, natural enemies and control*. Volume A. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo: 401–408.
- Shcherbakov D.E. 2007.** Extinct four-winged precoccids and the ancestry of scale insects and aphids (Hemiptera). *Russian Entomological Journal*, **16**(1): 47–62.
- Simon J.-Ch., Rispe C. and Sunnucks P. 2002.** Ecology and evolution of sex in aphids. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**(1): 34–39. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02331-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02331-X)
- Smith J.M. 1978.** The evolution of sex. Cambridge University Press, Cambridge. 242 p.
- Steffan A.W. 1968.** Evolution und Systematik der Adelgidae (Homoptera: Aphidina): Eine Verwandtschaftsanalyse auf vorwiegend ethologischer, zytologischer und karyologischer Grundlage. *Zoologica*, **115**: 1–139. <https://doi.org/10.1002/mmnd.4820280408>
- Stoetzel M.B. 1985a.** Host alternation: a newly discovered attribute of the Phylloxeridae (Homoptera: Aphidoidea). *Proceedings of Entomological Society of Washington*, **87**: 265–268.
- Stoetzel M.B. 1985b.** Pupiform larvae in the Phylloxeridae (Homoptera: Aphidoidea). *Proceedings of Entomological Society of Washington*, **87**: 535–537.
- Stone G.N., Schonrogge K., Atkinson R.J., Bellido D. and Pujade-Villar J. 2002.** The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology*, **47**: 633–68. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145247>
- Tabuchi K., Sano M. and Ozaki K. 2009.** Delayed larval development without summer diapause in a galling adelgid (Hemiptera: Adelgidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **102**(3): 456–461. <https://doi.org/10.1603/008.102.0315>
- Walton L. 1980.** Gall formation and life history of *Pineus floccus* (Patch) (Homoptera: Aphidoidea) in Virginia. *Virginia Journal of Science*, **31**: 55–60.
- Wegierek P. 1992.** Relationships within Aphidomorpha on the basis of thorax morphology. Wydawnictwo Uniwersytetu, Katowice, 106 p.
- White M.J.D. 1973.** Animal cytology and evolution. Cambridge University Press, Cambridge, 961 p.
- Wilson A.C.C., Sunnucks P. and Hales D.F. 2003.** Heritable genetic variation and potential for adaptive evolution in asexual aphids (Aphidoidea). *Biological Journal of the Linnean Society*, **79**(1): 115–135. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00176.x>
- Wojciechowski W. 1992.** Studies on the systematic system of aphids (Homoptera, Aphidinea). Uniwersytet Śląski, Katowice, 75 p.
- Wool D. 2005.** Gall-inducing aphids: biology, ecology, and evolution. In: A. Raman, C.W. Schaefer and T.M. Withers (Eds). *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods*. Enfield, Science Publishers, 73–132.
- Yan Sh., Wang W. and Shen J. 2020.** Reproductive polyphenism and its advantages in aphids: switching between sexual and asexual reproduction. *Journal of Integrative Agriculture*, **19**(6): 1447–1457. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(19\)62767-X](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(19)62767-X)
- Zhang J.B., Li R.Q., Xiang X.G., Manchester S.R., Lin L., Wang W., Wen J. and Chen Z.D. 2013.** Integrated fossil and molecular data reveal the biogeographic diversification of the eastern Asian-eastern North American disjunct hickory genus (*Carya* Nutt.). *PLoS One*, **8**(7): e70449. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070449>